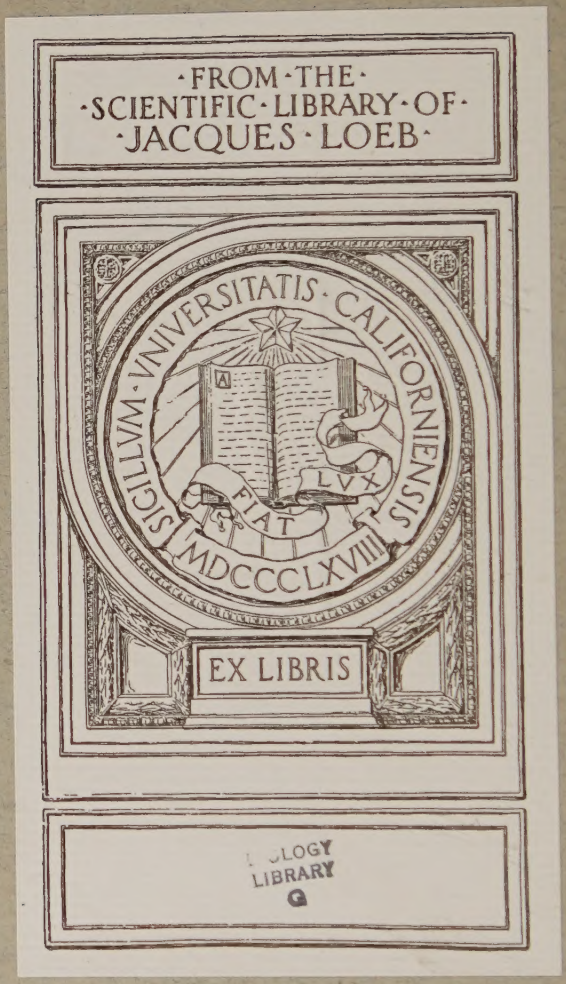
UNIV. OF CALIFORNIA
WITHDRAWN



UNIV. OF CALIFORNIA

ORGANOGRAPHIE

DER

PFLANZEN

INSBESONDERE DER

ARCHEGONIATEN UND SAMENPFLANZEN.

VON

DR. K. GOEBEL,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

ERSTER TEIL.

ALLGEMEINE ORGANOGRAPHIE.

MIT 130 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1898.

UNIV. OF
CALIFORNIA

QK641
G49
v.1
BIOLOGY
LIBRARY
G

BIOLOGY
LIBRARY
G

Alle Rechte vorbehalten.

Vorwort.

Wenn der Teil der Botanik unserer Tage, den man gewöhnlich als „Morphologie“ bezeichnet, einst einen Geschichtschreiber finden sollte, so wird dieser die letzten Jahrzehnte unseres Jahrhunderts wahrscheinlich als eine Übergangsperiode bezeichnen. Solche Übergangszeiten sind dadurch gekennzeichnet, dafs die früher herrschend gewesenen Richtungen, nachdem sie das geleistet haben, was ihnen eigentümlich war, sich ausgelebt haben. Die neuen Bestrebungen, naturgemäfs mit den alten und untereinander oft im Kampfe, haben noch keine allgemeine Anerkennung gefunden. Man sieht aber, dafs die Dinge nicht so einfach liegen, wie man früher glaubte, dafs das alte Schema vielfach nicht mehr passen will.

Das hängt in der „Morphologie“ wesentlich damit zusammen, dafs man dazu gelangt ist, die Gestaltung der Pflanzen als einen Teil der Lebenserscheinungen zu betrachten, nicht als eine Begriffskonstruktion, wie dies in der idealistischen Morphologie geschah. Alle Lebenserscheinungen aber stehen in bestimmter Beziehung zur Aufsenwelt, und für die Morphologie heifst das, wie in diesem Buche nachzuweisen versucht werden soll, dafs sie vor allem die Gestaltung der Organbildung zu betrachten hat, dafs sie nicht nur eine vergleichende historische Disciplin ist, sondern in erster Linie es mit Verhältnissen zu thun hat, wie wir jetzt sie vorfinden. Sie hat nachzuweisen, inwieweit die Organbildung eine Anpassung an äufsere Verhältnisse darstellt und von diesen oder von inneren Beziehungen abhängig ist; ein solcher Nachweis ist auch notwendig, wenn die phylogenetische Betrachtung in den Vordergrund gestellt wird, denn auch die geschichtliche Entwicklung mufs sich in steter Beeinflussung durch die Aufsenwelt vollzogen haben. Phylogenetische Spekulationen sind ohne Zweifel anziehender als die Beschäftigung mit unscheinbaren und vielen wohl sehr nebensächlich erscheinenden Gestaltungsverhältnissen der Pflanzen, die uns umgeben. Mir scheint es aber, dafs z. B. die Erkennung der Faktoren, welche bedingen, dafs die eine Hälfte eines Blattes gröfser wird als die andere, wichtiger ist als ein durch Thatsachen nicht gestütztes phylogenetisches Hypothesengebäude; Hofmeister, Sachs und Herbert Spencer haben diese Richtung, die wir als Organographie bezeichnen können, in den letzten Jahrzehnten vor allem gefördert. Freilich handelt es sich nur um Anfänge; ein weites, wenig bebautes, aber vielversprechendes Arbeitsfeld liegt vor uns. Die grofsen Schwierigkeiten, die namentlich in der richtigen Fragestellung liegen, treten in

778636

dem vorliegenden allgemeinen Teile besonders hervor, und ich habe lange geschwankt, ob ich ihn nicht ganz weglassen solle. Aber wenn er auch mehr Materialien zu einer allgemeinen Organographie statt einer von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehenden Darstellung bietet, so wird er doch trotz aller Unvollkommenheit nicht überflüssig sein, schon deshalb, weil er zeigt, dafs dieselben Probleme sich in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen wiederholen, was bei einer Einzeldarstellung der verschiedenen Gruppen natürlich nicht hervortreten kann.

Die Ziele, welche das Buch verfolgt, mögen im übrigen aus der Darstellung selbst sich ergeben. Ausdrücklich bemerkt sei nur, dafs es sich beschränkt auf die Archegoniaten und die Samenpflanzen, die Thallophyten aber nur im allgemeinen Teile vergleichsweise mit berücksichtigt. Vollständigkeit ist in keiner Weise beabsichtigt, namentlich auch nicht in der Darstellung der Ansichten anderer, auf die ich nur insofern eingegangen bin, als es für die hier verfolgten Zwecke notwendig erschien. Mehrfach sind die Resultate noch nicht veröffentlichter Untersuchungen im Laufe der Darstellung mitgeteilt.

Betreffs der Abbildungen habe ich öfters auf die in meinem Buche „Pflanzenbiologische Schilderungen“ (Marburg 1889—1893) enthaltenen Bilder hingewiesen; dieselben sind der Kürze halber als S. Fig. . . . citiert, das Buch auch sonst als S. — Die Verfasser des in demselben Verlage erschienenen Lehrbuchs der Botanik (Strasburger, Noll, Schenck, Schimper) gestatteten die Verwendung einer Anzahl von Figuren, die, soweit sie Originale sind, mit Lehrb. bezeichnet wurden.

Die Darstellung der Grundzüge der mechanischen Blattstellungstheorie wurde von Herrn Dr. Arthur Weisse übernommen, der also für den betreffenden Abschnitt allein verantwortlich ist.

Ein Register wird erst dem Schlufsband beigegeben werden, deshalb folgt hier zunächst eine ausführliche Inhaltsübersicht.

Ambach, 1. September 1897.

K. Goebel.

Inhaltsübersicht.

Vorwort . . . . . p. III

Erster Abschnitt. **Allgemeine Gliederung des Pflanzenkörpers** p. 1—52

§ 1. **Einleitung. Morphologie und Organographie** . . . . . p. 1—9

Definition der Morphologie. — Darf man von der Funktion der Organe abstrahieren? — Metamorphose als Funktionswechsel. — Die Verkennung dieser Thatsache führt zu einer rein formalen Charakteristik der Organe.

§ 2. **Einteilung der Organe bei den Samenpflanzen** . . . . . p. 10—16

Unzulänglichkeit der formalen Merkmale. Diese stellen nur ein, und zwar ein äufserliches und keineswegs konstantes Moment dar, eine wirkliche Charakteristik der Organe kann sich nur auf die Gesamtheit der Eigenschaften gründen und darf also (unter Berücksichtigung des Funktionswechsels) auch die Funktion nicht vernachlässigen. — Homologe und analoge Organe. — Homologe Organe sind nicht immer solche „gemeinsamer Abstammung". — Die Entwicklung hat offenbar meist polyphyletisch-divergent von einfachen Ausgangsformen aus stattgefunden, deren Nachkommen übereinstimmende Entwicklungsmöglichkeiten mitbekamen.

§ 3. **Organbildung und Arbeitsteilung bei niederen Pflanzen (Thallophyten)** . . . . . p. 17—34

Von einfachen Anfängen ausgehend, finden sich hier mehrfache Ansätze zu höherer Gliederung; die Ausbildung der Vegetationsorgane in Wurzel und Sprofs ist nur ein Specialfall davon. — Ein- und mehrzellige Pflanzen, monergide und polyergide Zellen, Zellkolonieen und Zellstaaten, Beispiele für Kolonieen (p. 20). — A. Nicht festsitzende Kolonieen. 1. Kolonieen nackter Energiden (nichtcelluläre Energidenkolonieen). Myxomyceten (p. 20). 2. Kolonieen behäuteter Energiden (p. 21) (Protococcaceen, Volvocineen). — B. Festsitzende Kolonieen (p. 24). — Diatomeen (scheinbare Verzweigung bei Licmophora), Hydrurus (Annäherung zur Ausbildung eines Vegetationspunktes), Verschiedenheit von Haupt- und Seitensprossen. — II. Zellenstaaten mit Vegetationspunkten (p. 27). — Regelmäfsige Anlegung seitlicher Organe. — Differenzierung in Lang- und Kurztriebe kommt in den verschiedensten Verwandtschaftsverhältnissen vor. Beispiele: Sphacelarieen, Florideen (bei diesen zuweilen blattähnliche Ausbildung der Kurztriebe, auch Umbildung zu Haftorganen).

§ 4. **Normale Organbildung am Vegetationspunkt und Regeneration** . . . . . p. 35—43

Kurze Anführung der Regeln für die normale Organbildung am Vegetationspunkt. — Regeneration = Neubildung von Organen nach Verletzungen. 1. Regeneration des Vegetationspunktes (p. 36) findet

am leichtesten statt. Beispiele: Wurzelspitze; Farnprothallien. 2. Neubildung von Organen (p. 36), „Polarität“ bei der Neubildung, bedingt durch die Richtung der Stoffwanderung. — Sachs'sche Hypothese organbildender Stoffe. — Beeinflussung der Neubildung durch den Zustand, in welchem das abgeschnittene Organ sich vorher befand. — Regeneration bei Pilzen (p. 42). — Verschiedenheit des Verhaltens von Stecklingen gegenüber den durch Korrelation bedingten Umänderungen.

§ 5. **Verwachsungen und Verkümmerungen** . . . . . p. 43—52

Einleitung: Die vergleichende Organographie kann vielfach durch Annahme von Verwachsungen und Verkümmerungen das Zustandekommen bestimmter Gestaltungsverhältnisse historisch erklären. — Verwachsung (p. 44—47). — Entwicklungsgeschichtliche und „congenitale“ Verwachsung. Beispiele für letztere, speciell Inflorescenz von Spathiphyllum platyspatha. — Verkümmerung (p. 47). 1. Art und Weise der Verkümmerung. Dieselbe besteht in einer Hemmung der Organbildung, die auf den verschiedensten Entwicklungsstufen erfolgen kann; der Grad der Ausbildung verkümmernder Organe ist deshalb ein sehr schwankender. 2. Ursachen der Verkümmerung. Diese liegen, soweit sie erkennbar sind, einmal in einer Beeinflussung durch andere Organe (Korrelation), sodann darin, dafs funktionslos werdende Organe verkümmern. 3. Die morphologische Bedeutung der verkümmernden Organe liegt darin, dafs sie vielfach die Rekonstruktion der „Typen“ gestatten, aber nicht alle verkümmernden Organe sind Reste früher entwickelter.

Zweiter Abschnitt. **Symmetrieverhältnisse** . . . . . p. 53—121

§ 1. **Einleitung** . . . . . p. 53

Allgemeines, polare Ausbildung. — Unterschied von radiären, bilateralen und dorsiventralen Organen. — Beziehungen zwischen Richtung und Ausbildung. — Radiäre Organe meist orthotrop, dorsiventrale meist plagiotrop. — Die Dorsiventralität plagiotroper Organe nicht Ursache, sondern Folge des plagiotropen Wuchses. — Wechsel von plagiotropem und orthotropem Wuchs bei manchen Organen. — Beziehungen zwischen dorsiventralem Bau und plagiotropem Wuchs, radiärem Bau und orthotroper Richtung, besonders deutlich bei Flechten.

§ 2. **Stellungsverhältnisse der Organe an radiären Achsen** . . . p. 61

Grundzüge der mechanischen Blattstellungslehre, bearbeitet von Dr. Arthur Weisse . . . . . p. 61—71

§ 3. **Dorsiventrale Sprosse** . . . . . p. 71

I. Verschiedener Bau von Ober- und Unterseite, Epinastie und Hyponastie.

II. Stellungsverhältnisse. Diese lassen sich meist in Beziehung bringen zu den Lebensverhältnissen, oft aber (bei Seitensprossen) bis jetzt nur in räumliche Beziehungen zur Abstammungsachse. Beispiele dafür namentlich bei Algen. Einzelbetrachtung:

A. Kletternde und kriechende Sprosse (p. 77) zeigen meist eine „Verschiebung“ der Blätter auf die Rückenseite, während auf der Bauchseite Wurzeln, auf den Flankenseiten Sprosse stehen. Abflachung der Achsen vieler kriechender und kletternder Sprosse.

B. Dorsiventrale Ausbildung von Seitensprossen (p. 79). Diese erfolgt durch 1. Veränderung der Blattanordnung und zwar a) durch Änderung der Blattinsertion (damit vielfach verbunden die Beschränkung der Seitenzweige auf die Flanken), b) durch Internodiendrehung, c) von vornherein im Vegetationspunkt (erläutert an Vaccinium Myrtillus, wo die Änderung wahrscheinlich durch das Licht bedingt wird, aber nur an Sprossen höherer Ordnung). In anderen Fällen (Tilia, Corylus etc.) ist die Änderung der Blattstellung erblich geworden, oder doch (Phyllanthus) nur in den ersten Entwicklungsstadien noch zu

ändern. — 2. Anisophyllie (p. 85). Anisophyllie tritt auf in sehr verschiedenem Grade bei den verschiedensten Pflanzen. Historisches. A. Laubmoose (p. 86). B. Lebermoose (p. 87). C. Gefäfskryptogamen (p. 88). Anisophyllie bei Lycopodium complanatum und alpinum, bei den Selaginellen. Zustandekommen bei S. sanguinolenta. D. Samenpflanzen (p. 93). α) Laterale, β) habituelle Anisophyllie. 1) Urticaceen (speciell Pellionia und Elatostemma) (p. 94). 2) Melastomaceen (Centradenia) (p. 98). 3) Acanthaceen (Goldfussia). 4) Gesneriaceen, dort bei einigen die kleineren Blätter offenbar ganz verkümmert (p. 97).

§ 4. **Symmetrieverhältnisse der Blätter** . . . . . p. 99

Dorsiventrale Blätter meist annähernd gleichseitig. Ausnahmen häufig. I. Kotyledonen, bei diesen die Schiefheit offenbar zusammenhängend mit der Lage im Samen (p. 100). II. Laubblätter (p. 101).

A. Ganzes Blatt ungleichseitig, bedingt durch die Lage des Blattes, die verursachenden Faktoren aber nicht bekannt. Begonia (p. 102). Asymmetrie durch ungleiche Ausbildung von Teilblättchen bei Leguminosen (p. 104).

B. Asymmetrie der Teilblättchen. Nicht von der Schwerkraft verursacht (p. 106). Beziehungen zum Licht. Asymmetrie der Nebenblätter (p. 109). Unterbrochen gefiederte Blätter; wahrscheinlich wirkt Korrelation mit.

§ 5. **Symmetrieverhältnisse von Blüten und Inflorescenzen** . . . p. 111

Dorsiventrale Blüten zuweilen ganz asymmetrisch. Beziehungen zur Inflorescenz. Unterscheidung der dorsiventralen Blüten in solche, die erst nach oder schon vor der Entfaltung dorsiventral werden. Nur erstere direkt von äufseren Faktoren beeinflufst, letztere zunächst nur teleologisch verständlich. Wesentlich und unwesentlich dorsiventrale Blüten. Inflorescenzen (p. 116).

Dritter Abschnitt. **Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen, Jugendformen** . . . . . p. 121—151

Einleitung. Verschiedene Dauer der Entwicklung aus inneren und äufseren Gründen. Vom Pflanzenkörper sich ablösende Zellen oder Zellkomplexe haben in manchen Fällen offenbar durch vorherige Beeinflussung eine begrenzte Entwicklungsdauer. Ungünstige äufsere Bedingungen kürzen die Entwicklung oft sehr ab (Bildung von Keimzellen aus Keimzellen), günstige, namentlich gute Ernährung, dienen als Reiz, der eine längere Entwicklung „auslöst“. Homoblastische Entwicklung: Jugendstadien von den folgenden nicht sehr verschieden, heteroblastische Jugendformen abweichend von den Folgeformen. Letzteres meist dann, wenn die Jugendform anderen Verhältnissen „angepafst“ ist. Sie kann das ursprüngliche oder auch ein abgeleitetes Verhalten darstellen. Primärblätter sind häufig nur Hemmungsbildungen. Verschiedene Dauer der Jugendform, in extremen Fällen stellt sie den eigentlichen Vegetationskörper dar. Rückschläge zur Jugendform.

Einzelfälle . . . . . p. 127

I. Thallophyten: Lemanea, Batrachospermum, Dumontia filiformis, Polysiphonia Binderi, Characeen, Sphacelarieen . . . . . p. 127—130

II. Gefäfskryptogamen, Primärblätter der ungeschlechtlichen Generation . . . . . p. 130

III. Gymnospermen, fixirte Jugendstadien. . . . . p. 132—134

IV. Angiospermen. Experimenteller Beweis, dafs Primärblätter Hemmungsbildungen sind (bei Vicia Faba), (p. 134). — Jugendstadien bei bestimmten biologischen Gruppen. A. Kletterpflanzen. 1. Wurzelkletterer (p. 136). 2. Rankenpflanzen (p. 139). — B. Wasser- und Sumpfpflanzen (p. 142). — C. Xerophile Pflanzen (p. 143). 1. Phyllodienbildende Akazien (p. 144). 2. Eucalyptus (p. 144). 3. Einige Dikotylen mit Cupressineen-Habitus (p. 145). 4. Pflanzen mit verkümmerten Blättern . . . . . p. 135—148

Zusammenfassung . . . . . p. 148

Rückkehr zur Jugendform (p. 148—151). Diese läfst sich in manchen Fällen experimentell herbeiführen durch Änderung der äufseren Bedingungen, namentlich auch durch „Schwächung" der Folgeform, deren Auftreten von äufseren Faktoren vielfach anders beeinflufst wird als das der Jugendform.
Abschlufs der Entwicklung . . . . . p. 151

Vierter Abschnitt. **Mifsbildungen und ihre Bedeutung für die Organographie** . . . . . p. 152—175

Einleitung. — Unmöglichkeit einer genauen Definition des Begriffs Mifsbildung und der Abgrenzung gegenüber den Variationen. . .

§ 1. **Bedeutung der Mifsbildungen für die Organographie** . . . . p. 154

Mifsbildungen sind nicht ganz regellos, Sprofsanlagen z. B. werden nicht zu Blättern oder Wurzeln mifsbildet, Sporangien nicht zu vegetativen Organen. Bei der „Vergrünung" von Staubblättern und Fruchtblättern verkümmern die Sporangien. Derartige Gebilde sind keine Atavismen, sondern krankhafte Störungen, berechtigen also nicht zu phylogenetischen Schlüssen.

§ 2. **Wodurch entstehen Mifsbildungen?** . . . . . p. 159

A. Viele Mifsbildungen sind vererbbar, ihr Zutagetreten aber oft an bestimmte äufsere Bedingungen geknüpft, bei deren Fehlen sie als „latente Anlagen" verharren. Beispiele für Vererbung: 1. Fasciationen (p. 160). 2. Zwangsdrehungen (p. 160). 3. Erbliche Sterilität des Mais (p. 160). 4. „Gabler" (p. 161). 5. Verschiedene Fälle (p. 162).

B. Andererseits sind äufsere Faktoren als veranlassendes Moment von Mifsbildungen bekannt, besonders bei niederen Pflanzen. Bei Samenpflanzungen nach Peyritsch' Untersuchungen Pelorienbildung (p. 164); künstliche Fasciationen (p. 164); Doppelblätter (p. 164); Verbildungen durch Schmarotzer (Pilze, Insekten, Gallenbildungen) . . . . . p. 165

§ 3. **Bedeutung der Mifsbildungen für die Theorie der Organbildung** . . . . . p. 173

Diese liegt darin, dafs hier verursachende Momente für Gestaltungen nachweisbar sind. Sachs' Stoff und Form, Wuchsenzyme.

Fünfter Abschnitt. **Beeinflussung der Gestaltung durch Korrelation und äufsere formative Reize** . . . . . p. 176

I. **Korrelationen** . . . . . p. 177—186

Einleitung. Begriff der Korrelationen. Quantitative und qualitative Korrelation.

A. Quantitative Korrelation (Kompensation des Wachstums), Wettbewerb der Anlagen als Ursache von Verkümmerung in Früchten (resp. Samen), Blütenständen. Beeinflussung des Austreibens von Knospen, der Gröfse von Blättern und Blattteilen in der Blüte. Korrelation zwischen vegetativen und Fortpflanzungsorganen.

B. Qualitative Beeinflussungen (p. 183). Richtungsverhältnisse, Hauptsprosse und Seitensprosse, unterirdische und oberirdische Triebe, Dornbildung. Blattgestaltung bei Sporophyllen, Knospenschuppen, Ranken.

II. **Beeinflussung durch äufsere Reize** . . . . . p. 186

A. Einflufs der Schwerkraft . . . . . p. 188

1. Orientierende Einwirkung (p. 188). Am Embryo von Marsilia, den Farnprothallien(?); bei Kakteen, Tladiantha, bei Regenerationsvorgängen; bei ganzen Pflanzen.

2. Qualitative Beeinflussung der Organbildung. Austreiben der Rhizome von Yucca, Cordyline. Verschiedenheit von Haupt- und Seitensprossen.

B. Einflufs des Lichts . . . . . p. 194

1. Richtende Wirkung (p. 194). Bestimmung von Rücken- und Bauchseite bei dorsiventralen Organen; Brutknospen von Mar-

chantia und Lunularia; Keimpflanzen thalloser dorsiventraler Lebermoose; Farnprothallien, apogame Sprofsbildung an Farnprothallien, polare Differenzierung bei der Keimung der Sporen von Equisetum und einigen Fucaceen. Zweige von Thuya etc.; Rhizom von Nuphar; Verteilung der Wurzeln bei den Kletterssprossen des Epheu, von Kakteen; Einwirkung auf die Knollenbildung bei der Kartoffel; Verzweigung plagiotroper Moose; Stellung der Blätter bei dorsiventralen Jungermanniaceen, Schistostega; dorsiventrale Ausbildung von Moossporogonien; Aststellung bei Algen (p. 204).

2. Qualitative Beeinflussung (p. 204). a) Verschiedene Entwicklungsstadien einer und derselben Pflanze an verschiedene Lichtintensitäten gebunden. Algen, welche bei schwachem Licht nicht über das Jugendstadium hinausgelangen (p. 205), Muscineen (p. 205). Höhere Pflanzen α) Vegetationsorgane. Bandblätter von Sagittaria, Rundblätter von Campanula rotundifolia; β) Abhängigkeit der Blütenbildung von Beleuchtungsverhältnissen (p. 209). — b) Oberflächenvergrößerung bei chlorophyllhaltigen Wurzeln (p. 211); bei Kakteen und anderen Pflanzen mit assimilierenden flachen Sprofsachsen (p. 214); bei Moosprotonemen (p. 214); bei Algen. — c) Anisophyllie. Beeinflussung durch die Lichtintensität bei Abies pectinata, Lycopodium complanatum, Dikotylen (p. 215). — d) Funktionsänderung durch das Licht (resp. Lichtmangel) bedingt. Bei Ausläufern von Circaea; bei Algen (p. 210). — e) Einwirkung des Lichts auf die Gestaltungsverhältnisse der Pilze . . . . . p. 221

C. Einfluſs der Umgebung (des Mediums) . . . . . p. 223

1. Einwirkung von Wasser und Luftfeuchtigkeit. a) Wasserpflanzen und amphibische Pflanzen (p. 224). — b) Herbeiführung von Ruhezuständen durch Austrocknung (p. 226). — c) Knollenbildung bei Juncus und Poa bulbosa (p. 226). — d) Dornen- und Stachelbildung (p. 226). — e) Blattform einiger Sedumarten p. 228

2. Salzpflanzen . . . . . p. 228

3. Beeinflussung der Organbildung einiger Pilze durch die Umgebung

D. Mechanische Reize . . . . . p. 230

Erster Abschnitt.

Allgemeine Gliederung des Pflanzenkörpers.

§ 1.

Einleitung. Morphologie und Organographie.

Die neueren botanischen Lehrbücher pflegen die Gesamtheit dessen, was wir über die Pflanzen wissen, unter drei Abteilungen zu bringen: Morphologie, Anatomie und Physiologie; die beiden ersten können auch als Morphologie der äufseren und der inneren Gliederung zusammengefafst werden, was indes der ursprünglichen Bedeutung des Wortes zuwiderläuft. Der Ausdruck Morphologie stammt von GOETHE[1]). „Es hat sich daher auch in dem wissenschaftlichen Menschen zu allen Zeiten ein Trieb hervorgethan, die lebendigen Bildungen als solche zu erkennen, ihre äufsern, sichtbaren, greiflichen Teile im Zusammenhange zu erfassen, sie als Andeutungen des Innern aufzunehmen, und so das Ganze in der Anschauung gewissermafsen zu beherrschen . . . . Man findet daher in dem Gange der Kunst, des Wissens und der Wissenschaft mehrere Versuche, eine Lehre zu gründen und auszubilden, welche wir die Morphologie nennen möchten." Damit ist zugleich gesagt, dafs es sich bei der Morphologie nicht um eine blofse Unterscheidung und Benennung der äufseren Teile der Pflanzen handeln kann. Mit Unrecht hat man diese Aufgabe, welche der Terminologie zufällt, auch teilweise als Morphologie bezeichnet. Dieser ist aber die Kenntnis der verschiedenen Erscheinungsformen der Gliederung des Pflanzenkörpers nur Mittel zum Zweck. Sie sucht nicht das Einzelne, sondern die Beziehungen der Thatsachen untereinander. Eine Terminologie kann man auch auf Grund der Untersuchung toter Pflanzen aufstellen. Die Morphologie aber hat es, wie GOETHE schon hervorhebt, mit „lebendigen Bildungen" zu thun, welche in steter Veränderung begriffen und den Einwirkungen der Aufsenwelt unterworfen sind. Es handelt sich also mit anderen Worten um den Teil der Lebenserscheinungen, der in den äufseren Gestaltungsverhältnissen seinen Ausdruck findet.

[1]) GOETHE, Bildung und Umbildung organischer Naturen (vgl. Gesamtausgabe, Cotta, 1869, 36. Bd.).

Gewöhnlich nun weist man die Betrachtung der Lebenserscheinungen der Physiologie zu, und wenn wir fragen, wodurch sich die Aufgaben der Morphologie und der Physiologie unterscheiden, so treffen wir ziemlich allgemein auf die Angabe, dafs die Physiologie es zu thun habe mit den Leistungen der Pflanzenorgane, während die Morphologie sich um diese durchaus nicht kümmern dürfe, vielmehr eine lediglich vergleichende und phylogenetische Disciplin sei.

Sachs sagt z. B.[1]): „Die sehr verschieden geformten und verschiedenen physiologischen Zwecken dienenden Teile der Pflanzen, die man gewöhnlich als ihre Organe bezeichnet, können wissenschaftlich von zwei verschiedenen Standpunkten aus betrachtet werden: man kann sich einmal die Frage vorlegen, inwiefern diese Teile durch ihre Form und Struktur geeignet sind, ihre physiologischen Arbeiten zu verrichten? In diesem Falle betrachtet man sie einseitig als Werkzeuge oder Organe, und diese Betrachtungsweise selbst ist ein Teil der Physiologie. Oder aber man abstrahiert einstweilen vollständig von diesen Beziehungen .... und fragt nur, wo und wie sie entstehen, in welchen räumlichen und zeitlichen Beziehungen die Entstehung und das Wachstum eines Gliedes[2]) zu denen eines andern steht. Diese Betrachtungsweise ist die morphologische."

Eine derartige Trennung ist nun, wie auch Sachs ausdrücklich hervorhebt, lediglich eine künstliche und einseitige, die nur so lange beibehalten werden darf, als sie gute Dienste leistet. In der That hat sie schliefslich zu Einseitigkeiten und vielfach zu einem leeren Schematismus geführt. Denn in der Natur hängen Gestalt und Funktion der Organe auf das Innigste zusammen, eines ist durch das andere bedingt; ich stehe vollständig auf dem Standpunkt Herbert Spencers, welcher in seinem, in der Botanik viel zu wenig gewürdigten Werke[3]) sagt: „Überall bestimmt die Struktur in beträchtlichem Mafse die Funktion, und überall sind die Funktionen unaufhörlich thätig, die Struktur abzuändern. In der Natur sind beide untrennbar zusammenwirkende Faktoren, und die Wissenschaft kann keine wahre Erklärung der Natur geben, ohne ihr Zusammenwirken beständig im Auge zu behalten. Eine Darstellung der organischen Entwicklung nach ihren besonderen Eigentümlichkeiten mufs im wesentlichen eine Darstellung der gegenseitigen Wirkungen von Struktur und Funktion aufeinander sein . . . ."

Aus der Anschauung, welche in diesen Worten vortrefflich dargelegt ist, stammt auch der Titel des vorliegenden Buches (wie ich denn auch vor 16 Jahren die von mir bearbeitete „Entwicklungsgeschichte" absichtlich als Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane bezeichnet habe). Es betrachtet die Organe der Pflanzen eben als das, was sie sind, als Organe, als Werkzeuge, wenn es auch auf die Verrichtungen derselben im ein-

---

[1]) Lehrbuch der Botanik 4. Aufl. S. 151. Ich führe diese Worte hier an, weil sie in klarer Weise eine auch jetzt noch weit verbreitete Anschauung ausdrücken; später hat Sachs seine Auffassung bekanntlich geändert. (Vgl. dessen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie und „Gesammelte Abhandlungen".)

[2]) Das Wort „Glied" ist der deutsche Ausdruck für die äufsern Organe der Pflanzen und Tiere. Es giebt keine Glieder, die nicht Organe sind, abgesehen von den verkümmerten; deshalb verstehe ich nicht, was der Satz bedeutet: „Die pflanzliche Morphologie kennt keine Organe, sondern nur Glieder des Pflanzenkörpers." (Strasburger, Lehrbuch 2. Aufl. S. 7.)

[3]) Herbert Spencer, Die Principien der Biologie. Deutsche Ausgabe von B. Vetter. 2. Bd. S. 4.

zelnen nicht eingehen kann, sondern nur im allgemeinen den Zusammenhang von Form und Funktion betont.

Zunächst aber haben wir die Frage zu erörtern, wie man denn dazu kam, in der Morphologie von den Funktionen ganz abzusehen. Ist es doch mit Recht einer der Fundamentalsätze dieser Disciplin, dafs die Funktion eines Organs über seine „morphologische Bedeutung" noch nichts aussage, oder anders ausgedrückt, dafs dieselbe Funktion von Organen verschiedener morphologischer Bedeutung übernommen werden kann, dafs „analoge" und „homologe" Organe unterschieden werden müssen (vgl. unten). So sind die Ranken des Weinstocks, die von Passiflora u. a., Sprofsachsen, deren Blätter ganz oder fast ganz unterdrückt sind, die Ranken der Papilionaceen und anderer Pflanzen aber, die jenen an Form und Funktion gleichen, sind umgebildete Blätter, sie sind jenen analog, nicht homolog.

Diese Erkenntnis ist eine der wichtigsten Errungenschaften der Morphologie. Sie war aber zugleich auch die Ursache einer unrichtigen Verallgemeinerung. Weil ein Organ gleicher morphologischer Bedeutung verschiedene Funktionen annehmen kann, wurde die Funktion als etwas ganz Nebensächliches betrachtet, als etwas, das für die Charakteristik der Organe gar nicht in Betracht kommen dürfe, von dem man also bei einer Einteilung der verschiedenen Glieder der Pflanze in allgemeine Kategorieen von vornherein absehen müsse.

Diese Folgerung war, wie unten kurz gezeigt werden soll, ein Irrtum. Sie hat aber namentlich auch in einer mit ihr auf das Innigste zusammenhängenden Grundfrage der Morphologie zu einem unhaltbaren Standpunkt geführt. Das Problem, um welches es sich dabei handelt, wird seit Goethe als die Lehre von der Metamorphose bezeichnet.

Wir verstehen darunter die Thatsache, dafs die Mannigfaltigkeit der Pflanzenorgane sich bei genauerer Betrachtung auf wenige „Grundformen" zurückführen läfst, durch deren „Umbildung" die grofse Zahl der verschiedenen Glieder des Pflanzenkörpers entsteht.

Wenn wir uns aber fragen, wie wir uns diese Grundformen und deren Umbildung vorzustellen haben, so geraten wir sofort auf verschiedene Auffassungen bei denen, die sich überhaupt die Mühe gegeben haben, über die Begriffe, mit denen sie operieren, nachzudenken. In der idealistischen Morphologie, wie sie von Goethe, A. Braun und Hanstein vertreten war, handelte es sich bei der Metamorphosenlehre, wie ich anderwärts dargelegt habe[1]), wesentlich nur um eine Begriffskonstruktion. Goethe selbst hat seine Anschauung treffend in den Worten bezeichnet, „dafs nun das, was der Idee nach gleich ist, in der Erfahrung entweder als gleich oder als ähnlich, ja sogar als völlig ungleich und unähnlich erscheinen kann, darin besteht eigentlich das bewegliche Leben der Natur." Und in etwas anderer Form hat sich diese idealistische Auffassung auch erhalten, als durch K. F. Wolff, R. Brown und Schleiden die Entwicklungsgeschichte zu einem der wichtigsten Hilfsmittel der Organographie erhoben wurde. Die Anschauung, welche ich als die „Differenzierungstheorie" bezeichnet habe, hat sich, wie überhaupt die ganze Metamorphosenlehre, entwickelt an dem Studium der Umbildungen der Blätter, welche die gröfste Mannigfaltigkeit aufweisen. Hätte man

[1]) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch der Botanik III, 1 S. 103 ff.

statt dessen z. B. die Umbildungen der Wurzeln als Ausgangspunkt genommen, so würde man wohl allgemein zu der Anschauung gekommen sein, welche die Metamorphose nicht als eine nur gedachte, sondern als eine wirkliche Umbildung auffafst, eine Anschauung, die ich seit Jahren unter lebhaftem Widerspruche anderer eingehend zu begründen gesucht habe. Die Differenzierungstheorie nimmt an, dafs am Vegetationspunkte der Sprosse indifferente Anlagen entstehen, die sich in mannigfaltiger Weise je nach den Bedürfnissen der Pflanze entwickeln können, unter sich aber das Gemeinsame haben, dafs sie „Blätter" sind. Die andere Auffassung nimmt eine reale Umbildung einer Anlage an, und zwar so, dafs z. B. die Anlage eines Laubblattes, statt zu einem Laubblatt sich wirklich auszubilden, zu einem im fertigen Zustand ganz anders aussehenden Schuppenblatt oder einem Sporophyll werden kann, oder eine Staubblattanlage zu einem Blumenblatt u. s. w. Wir sehen in diesem Falle stets, dafs ein mehr oder minder langer Weg der Entwicklungsgeschichte z. B. eines Laubblattes und eines Schuppenblattes übereinstimmt. Wir bezeichnen das letztere als eine Umbildung des ersteren schon deshalb, weil wir bei vielen Schuppenblättern sehen, dafs sie im jugendlichen Zustande Teile besitzen, die beim Laubblatt sich entfalten, beim Schuppenblatt aber verkümmern, und wir haben es sogar in der Hand, experimentell diese Umbildung zu verhindern. Da gerade bei diesem Falle die Sache besonders klar liegt[1]), sei kurz ein Beispiel dafür erörtert. Fig. 1 zeigt in *I* die Umrisse eines Laubblattes, in *II* die einer Knospenschuppe von Acer Pseudoplatanus. Beide sind äufserlich recht verschiedene Gebilde. Das Laubblatt besteht aus der Spreite (*L*), dem Stiel *S* und dem nur wenig hervortretenden Blattgrund *G*; die Knospenschuppe ist ohne Gliederung, trotzdem ist die Schuppe nichts anderes als eine umgewandelte Laubblattanlage. Wenn wir uns die kleine schwarze Spitze der Knospenschuppe näher ansehen (Fig. 1 *III*), so finden wir, dafs sie bei stärkerer Vergröfserung eine kleine Blattspreite aufweist,

Fig. 1. Acer platanoïdes. *I* Laubblatt (verkl.), *G* Blattgrund, *S* Blattstiel. *II* Knospenschuppe. *III* Junge Knospenschuppe (vergr.), *L* Anlage der Blattspreite, welche später verkümmert. *II'* (Nr. weggeblieben) Laubblattanlage (vergr. u. schemat.).

[1]) Vgl. Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung 1880 S. 753 ff.

oder vielmehr die Anlage zu einer solchen, die aber sich nicht weiter entwickelt hat, sondern abgestorben ist. Diese sonderbare Thatsache erklärt sich, wenn wir die Entwicklungsgeschichte des Laubblattes verfolgen, was hier nur in den gröbsten Zügen zu geschehen braucht. Es zeigt sich, dafs auf einer gewissen Entwicklungsstufe das Laubblatt etwa die in Fig. 1 *IV* abgebildete Gestalt besafs. Wir erkennen deutlich die Anlage der Blattspreite (*L*), deren Gliederung schon sichtbar ist; der Blattstiel ist noch nicht vorhanden, er wird durch die Streckung der Zone entstehen, die zwischen der Blattspreite (*L*) und dem Blattgrunde (*G*) liegt. Ganz dasselbe Entwicklungsstadium durchläuft nun auch eine Knospenschuppe. Aber jetzt tritt eine Änderung ein: Die Spreitenanlage (*L*) vertrocknet, der Blattstiel bildet sich überhaupt nicht, der Blattgrund aber wächst bedeutend heran und gestaltet sich eben zu der Schuppe, von der wir ausgingen. Wir können, wie erwähnt, eine ihrer Stellung nach zur Ausbildung als Schuppenblatt bestimmte Laubblattanlage auch experimentell verhindern, diese Umbildung zu erfahren und sie zwingen, als Laubblatt weiter zu wachsen. Es giebt ferner, wie im speciellen Teile gezeigt werden soll, Fälle, in denen die Spreitenanlage auf einem viel späteren Stadium vertrocknet; bei Brownea erecta sind die Knospen geschützt durch aufrecht stehende, vertrocknete Laubblätter, an denen Blattfiedern etc. deutlich ausgebildet sind. Vielfach freilich erfolgt die Umbildung auch schon früher, und ist dann natürlich nicht mehr direkt nachweisbar, sondern nur aus vergleichenden Gründen erschlossen. Wenn nun die Differenzierungstheorie sagt: Die Anlagen eines Schuppenblattes und eines Laubblattes von Acer sind eben beide „Blattanlagen", die sich bald so, bald so ausbilden können, so übersieht sie ganz, dafs der Begriff „Blatt" lediglich eine Abstraktion, d. h. also nicht etwas Wahrgenommenes, sondern eine künstlich geschaffene Kategorie ist, die keine thatsächliche Existenz hat. Was wir durch Anschauung wahrnehmen, sind Laubblätter, Schuppenblätter, Rankenblätter, Sporophylle etc. Das, was diese Organe gemeinsam haben, was uns gestattet, sie unter einen Allgemeinbegriff zu fassen, mufs etwas anderes sein als das, dafs sie alle aus „Blattanlagen" hervorgehen. Denn wenn es keine Blätter[1]) giebt, kann es auch keine Blattanlagen geben; es müssen entweder die Anlagen von Laubblättern, Schuppenblättern etc. von vornherein verschieden sein, oder sie sind eine Zeitlang gleich und werden dann verschieden, d. h. es mufs eine wirkliche Umbildung, eine Änderung des Entwicklungsganges einer dieser Anlagen eintreten, aus der sich dann die andern entwickeln können. Dafs nun schon die ersten Anlagen der Organe an den Vegetationspunkten nicht indifferenter Natur sind, d. h. nur aus embryonalem Gewebe bestehen, das in beliebiger Richtung sich entwickeln kann, das geht schon daraus hervor, dafs z. B. die Anlagen von Blättern und von Seitensprossen innerlich voneinander verschieden sind schon zu einem Zeitpunkt, wo sie als ungegliederte Höcker über die Oberfläche des Vegetationspunktes hervortreten. Kein Fall ist bekannt, in welchem ein Höcker, der seiner Stellung nach eine Blattanlage liefern sollte, sich zu einem Sprosse entwickelt hätte und umgekehrt. Und doch sind Blatt und Sprofs, wie das unten anzuführende merkwürdige Beispiel von Utricularia zeigt, keine Organkategorien, die

[1]) Ein Beispiel absoluten Nichtverstehens dieses Satzes und der ganzen Ausführungen über Umbildung bieten unter anderem die Bemerkungen P. Vuillemins (L'année biologique p. 461).

immer scharf voneinander getrennt sind. Man muſs deshalb zugeben, daſs Sproſs- und Blattanlagen gewöhnlich von *vornherein* verschieden sind, und schon ein einfacher Analogieschluſs führt uns dahin, daſs wir auch für die „Blattanlagen“ annehmen, daſs sie von vornherein eine bestimmte, nicht eine indifferente stoffliche Beschaffenheit haben, die ihre weitere Entwicklung bedingt. Diese Beschaffenheit wird für alle „Blattanlagen“ eine Zeitlang dieselbe sein (vgl. das oben angeführte Beispiel). Die direkte Beobachtung zeigt nun weiter, daſs in der That vielfach eine *Abänderung* des Entwicklungsganges vorkommt, daſs eine Organanlage, an der man die Anlage der einzelnen Teile eines Laubblattes schon unterscheiden kann, nicht zu einem Laubblatt, sondern zu etwas anderem wird. Diese Entwicklungsänderung steht immer im Zusammenhang mit einer *Funktionsänderung*. Wenn eine Laubblattanlage zu einem Schuppenblatte wird, so hat sie allerdings nicht vorher als Laubblatt funktioniert, aber sie hat die Teile angelegt, die zu dieser Funktion geeignet waren. Und viel deutlicher als dieser Fall zeigt ein anderer, um was es sich eigentlich handelt, der nämlich, wo wirklich *ein und dasselbe Organ* diesen *Funktionswechsel* in *zeitlicher* Aufeinanderfolge zeigt.

Einige Beispiele mögen dies erläutern. Die basalen Laubblätter von Lilium candidum (und ebenso die einiger Arten von Dielytra) fungieren zunächst als gewöhnliche Laubblätter: später schwillt ihr unterer Teil zu einem schuppenförmigen Reservestoffbehälter an, während der obere Teil zu Grunde geht, das Blatt hat sich *umgebildet*: es war erst Assimilationsorgan, und wurde dann in seinem unteren Teile Speicherorgan. Ebenso ist es bei einer Kletterpflanze, Quisqualis chinensis. Die Blattteile gewöhnlicher Laubblätter (die als solche funktionieren) ändern ihre Form und bilden sich zu harten, holzigen Hacken um, die der Pflanze als Kletterorgan dienen, während die Blattspreite abgeworfen wird.

Bei einigen Arten von Astragalus und Caragana werden die Spindeln der gefiederten Blätter, nachdem die Fiederblättchen abgefallen sind, zu Dornen. Hier und in zahlreichen anderen Fällen wird doch niemand leugnen, daſs eine wirkliche, reale Umbildung stattgefunden hat; ein Organ, das zu einer bestimmten Funktion ausgebildet war und diese ausgeübt hat, übernimmt eine andere Funktion und erhält eine andere Form.

Nehmen wir nun z. B. an, die Blattfiedern von Astragalus fielen ab, ehe sie sich entfalten, ehe sie also als Laubblattteile funktionieren können, während die Spindel sich zum Dorn entwickelt, wäre das nicht auch ein Fall von wirklicher Umbildung? Gewiſs, sie hat sich nur um einen Schritt früher vollzogen. Was wir den „fertigen“ Zustand nennen, ist ja nur das Endstadium einer Reihe aufeinander folgender Entwicklungsstufen. Diese aber sind nicht unabhängig voneinander, sondern gesetzmäſsig miteinander verkettet, eine folgt aus der andern. Wenn wir eine „Blatt“anlage auf irgend einem Stadium als „indifferent“ bezeichnen, so heiſst das im Grunde nichts anderes, als die kausale Verknüpfung der Entwicklungsvorgänge leugnen. Ein Laubblatt wird zum Laubblatt nicht erst im letzten Stadium seiner Entwicklung, die materielle Beschaffenheit der Anlagen — mögen wir dieselbe nun im Vorhandensein bestimmter Stoffe oder einer bestimmten Struktur suchen — bedingt die Entwicklung. Diese besteht aus einer Aufeinanderfolge von Vorgängen, von denen immer der folgende von dem vorhergehenden bestimmt wird.

Innere oder äufsere Einflüsse aber können diese Entwicklung in andere Bahnen lenken. Dann tritt eine Umbildung ein; je früher dies geschieht, um so weniger ist die Umbildung entwicklungsgeschichtlich nachweisbar, und um so verschiedener werden im allgemeinen die Organe auch im fertigen Zustand sein; aber gerade bei der Blattmetamorphose giebt es, wie ich früher gezeigt habe, alle Abstufungen, und dem entspricht auch, dafs bei Umbildungen vielfach Mittelbildungen zwischen zwei Organen auftreten. Dies ist sehr häufig bei „abnormen" Umbildungen (siehe das Kapitel über Mifsbildungen), aber auch bei normalen durchaus nicht selten. So z. B. bei den Knospenschuppen, aber auch in zahlreichen anderen Fällen, von denen ich nur wenige, leicht zu beobachtende hier nennen will. Die Inflorescenzen von Nidularium splendens, einer Bromeliacee, sind umgeben von einer Anzahl prachtvoll rot gefärbter, als „Schauapparat" dienender „Hochblätter", die unter sich Verschiedenheiten aufweisen. Die untersten stimmen mit den gewöhnlichen Laubblättern überein, nur hat sich ihr Basalteil rot gefärbt. Bei den folgenden Blättern nimmt der rotgefärbte Teil immer mehr zu, bis bei den oberen das ganze Blatt, von der Basis bis zur Spitze, rot gefärbt erscheint. Mit andern Worten, die hier als Rotfärbung auftretende Umbildung tritt bald früher, bald später in der Entwicklung der Laubblattanlage ein. Der basale Teil ist nämlich der, welcher am spätesten bei der Blattentwicklung fertig wird; daraus ergiebt sich, dafs, wenn die Umbildung erst verhältnismäfsig spät eintritt, nur der basale Teil betroffen wird, und die weiteren Stufen ergeben sich dann von selbst[1]). Bei andern Bromeliaceen, wie z. B. Bilbergia, ist dagegen der Übergang von Laubblättern zu Hochblättern ein ganz unvermittelter, der Vorgang selbst bleibt aber offenbar derselbe. Ebenso ist es z. B. bei vielen Rankenpflanzen. Bei manchen rankenden Fumariaceen, wie Corydalis claviculata, haben wir bei den aufeinander folgenden Blättern der Keimpflanze alle Übergänge von gewöhnlichen, nicht rankenden Laubblättern bis zu den mit Ranken ausgerüsteten. Wir sehen, wie die Stiele der oberen Teilblättchen sich allmählich verlängern, während die Spreite derselben eine Verringerung erfährt, bis typische, fadenförmige Ranken entstanden sind. Bei einer andern (nicht derselben Familie angehörigen) Rankenpflanze, der Cobaea scandens, ist dagegen der Übergang von nicht rankenden zu rankenden Blättern meist ein ganz plötzlicher. Aber die Entwicklungsgeschichte der Ranken dieser Pflanze zeigte[2]), dafs sie ganz auf dieselbe Weise entstehen, die wir bei Corydalis claviculata schon aus der einfachen Beobachtung der Keimpflanzen erschliefsen können, nämlich die Rankenfäden selbst sind stark verlängerte, mit Reizbarkeit ausgerüstete Blattstiele, und die Spreiten der Teilblättchen sind als kleine Hacken an den Rankenenden noch nachweisbar. Nicht bei allen Ranken findet die Umbildung der Laubblattanlage in der eben beschriebenen Weise statt. Es kann auch die ganze Blattanlage zur Bildung der fadenförmigen Ranke verwendet werden. Und wenn wir z. B. die Entwicklungsgeschichte der ersten Ranken von Benincasa cerifera, einer Cucurbitacee, untersuchen, so sehen wir, dafs an ihnen noch deutlich eine Blattspreite angelegt wird, dafs dann aber das ganze

---

[1]) Ein ganz analoges Beispiel bieten die Hochblätter der in botanischen Gärten viel kultivierten Dikotyle Eranthemum nervosum.

[2]) Goebel, vgl. Entwicklungsgesch. S. 431. Vgl. auch A. Mann: „Was bedeutet Metamorphose in der Botanik?" Dissertation. München 1894.

Blatt, statt in die Fläche zu wachsen, sich zu einer langen, fadenförmigen Ranke streckt, was bei den folgenden Blättern nicht der Fall ist.

Zahlreiche andere Beispiele sollen im speciellen Teile angeführt werden. Ich betrachte den Nachweis, dafs eine entwicklungsgeschichtlich verfolgbare direkte Organumbildung stattfindet, als eine der wichtigsten Thatsachen der Organographie der Pflanzen.

Dazu kommen noch zahlreiche experimentelle Belege, die teils von der Natur selbst, teils vom Menschen ausgeführt worden sind. Wenn die Blütenknospen von Knautia arvensis von einem als Peronospora violacea bezeichneten Pilze befallen werden, so entwickeln sich häufig aus den Staubblattanlagen Blumenblätter. Die ersteren waren aber keine „indifferenten" Anlagen. Die Reihe der Vorgänge, durch welche sie zu Staubblättern werden sollten, hatten schon begonnen, aber der Pilz lenkte die Entwicklung in andere Richtung. Ähnliche Beispiele werden in dem Kapitel über Mifsbildungen zu besprechen sein. Hier sei nur angeführt, dafs, wie meine Untersuchungen zeigten, durch einfache Eingriffe die Umbildung der Laubblattanlagen zu Knospenschuppen, und bei Onoclea Struthiopteris die zu Sporophyllen verhindert werden kann[1]). Der letztere Fall sei hier kurz besprochen. Die Sporangien der Farne entstehen an Blättern, die man als Sporophylle bezeichnet. Diese stimmen mit den Laubblättern entweder ganz überein, wie z. B. bei Aspidium filix mas, oder die Sporangienbildung bedingt mehr oder minder tief greifende Änderungen in Gestalt, Richtung und Bau der Sporophylle. Zu den Farnen, bei denen diese Verschiedenheiten am gröfsten sind, gehört die genannte Art, deren Sporophylle in regelmäfsigem Wechsel mit den Laubblättern gebildet werden. Sie stimmen aber mit den Laubblattanlagen ziemlich lange überein; erst mit der Bildung der Sporangien tritt eine Abänderung des Entwicklungsganges ein. Es läfst sich diese aber verhindern, wenn man die Laubblätter alle entfernt. Dadurch werden die Sporophyllanlagen, die nichts anderes sind als Laubblattanlagen, genötigt, sich zu Laubblättern auszubilden, die Sporangienbildung wird unterdrückt, entweder ganz oder teilweise. Auch in Hinsicht auf die Vererbung, d. h. die Thatsache, dafs die Nachkommen, abgesehen von kleinen Abweichungen, die Entwicklung ihrer Eltern wiederholen, ist es von Wichtigkeit, dafs nur bestimmte Organanlagen vererbt zu werden brauchen, aus deren Umbildung dann andere hervorgehen. Nur kommen die Ursachen der Umbildung nicht, wie in dem oben genannten Beispiele von Knautia, von aufsen, sondern von innen, von der Thätigkeit der Pflanze selbst.

Unser Metamorphosenbegriff ist also zunächst ein ontogenetischer und darum ein experimentell fafsbarer und beweisbarer. Phylogenetische Betrachtungen können hinzutreten, aber dafs es nicht berechtigt ist, lediglich in phylogenetischem Sinne von einer Metamorphose zu sprechen, zeigt schon die einfache Thatsache, dafs die Metamorphosenlehre älter ist als die Descendenztheorie, und sie würde auch bestehen bleiben, wenn die letztere aufgegeben würde.

Wir beschränken dabei den Begriff Umbildung auf die Fälle, wo der Funktionswechsel ein deutlich hervortretender ist. Auch die Laubblätter ein und derselben Pflanze sind voneinander an Gestalt vielfach verschieden, wo aber damit nicht eine andere Funktion als die der Assimilation

[1]) Über künstliche Vergrünung von Farnsporophyllen. Bericht der deutschen botan. Gesellsch. Bd. V (1887) S. 69.

und Transpiration in den Vordergrund tritt, werden wir von einer Umbildung besser nicht reden, sondern nur von einer verschiedenen Ausbildung. Natürlich lassen sich — wie dies ja bei allen künstlichen Abgrenzungen, die sich auf Organismen beziehen, der Fall ist — scharfe Grenzen zwischen diesen Begriffen nicht ziehen, zumal die kleinen Abweichungen in der Funktion mit Gestaltverschiedenheiten stets Hand in Hand gehen. In dem Wurzelsystem einer dikotylen Pflanze z. B. sind Hauptwurzel und Seitenwurzeln Organe, die im wesentlichen dieselbe Funktion und Gestaltung haben. Aber doch sind zwischen beiden Verschiedenheiten im physiologischen Verhalten und der Ausbildung vorhanden, die beruhen einmal auf Korrelationsverhältnissen, und dann auf der verschiedenen Reaktion äufseren Einflüssen gegenüber. Dafs aber eine Nebenwurzel ihre Verschiedenheit gegenüber der Hauptwurzel eben nur ihrer Lage im Wurzelsystem verdankt, sehen wir daran, dafs sie leicht zur Ausbildung als Hauptwurzel veranlafst werden kann. Die Verschiedenheiten zwischen Haupt- und Nebenwurzel sind zu wenig tiefgreifend, um von einer „Metamorphose“ zu reden.

Hätte sich übrigens die Metamorphosenlehre entwickelt an der Betrachtung der Wurzeln, statt der der Blätter, so würde sie, wie oben hervorgehoben, nicht zu solchen unlogischen Vorstellungen geführt haben, wie dies thatsächlich der Fall war. Denn wenn man von einer „Wurzel“ einer höheren Pflanze spricht, so denkt sich niemand darunter eine abstrakte Idee, sondern eine ganz bestimmte Anschauung: ein blattloses, cylindrisches, mit einer Wurzelhaube versehenes Organ. Das kommt einfach daher, dafs bei der Wurzel der Funktionswechsel ein viel selteneres Vorkommnis ist als beim „Blatt“, und dafs infolge dessen man sich nicht daran gewöhnt hat, den Begriff Wurzel allmählich so zu verallgemeinern, dafs nichts mehr als ein Abstractum übrig bleibt, mit dem nichts anzufangen ist. Immerhin aber giebt es nicht wenige Fälle, wo auch Wurzeln sich umbilden. Und dann können wir diese Umbildung sehr deutlich verfolgen. Wir sehen, dafs die Wurzel, wenn sie sich zu einem Sprosse umbildet, ihre Wurzelhaube abwirft (bei Platycerium und einigen andern Farnen, auch einigen Samenpflanzen), und dasselbe geschieht unter entsprechender Veränderung der Gewebe, wenn sie zu einem Dorne wird (Myrmecodia echinata, Acanthorrhiza aculeata) oder zu einer als Reservestoffbehälter dienenden Knolle. Auch hier kann der Funktionswechsel eintreten, ehe die Wurzel ihre ursprüngliche Funktion als Ernährungs- und Haftorgan ausgeübt hat.

Das Resultat unserer Auseinandersetzung ist also folgendes: Zu der Meinung, die Morphologie habe von der Funktion der Organe ganz zu abstrahieren, ist man lediglich dadurch gekommen, dafs man nicht beachtete, dafs die Umbildungen bedingt sind durch einen Funktionswechsel. So erschien die Funktion als Nebensache für die Charakterisierung der Organe, rein äufserliche Beziehungen als die Hauptsache, aber auch die rein formalen Beziehungen sind keineswegs das Bleibende „in der Erscheinungen Flucht“. Auch sie wechseln. Diesen Wechsel, d. h. die Veränderungen, die sich in der Organbildung einer natürlichen Gruppe vollzogen haben und vollziehen festzustellen, ist eine der wichtigsten Aufgaben der Organographie. Funktion und Form lassen sich aber nicht trennen, ohne dafs man zu ganz unfruchtbaren Anschauungen kommt. Dafür sollen im folgenden weitere Belege gegeben werden.

§ 2.

Einteilung der Pflanzenorgane bei den Samenpflanzen.

Die Unterscheidung und Benennung der Pflanzenorgane ging selbstverständlich aus von den höheren Pflanzen, da man diese zuerst kennen lernte. Da der „Metamorphosenlehre“ der wichtige Nachweis gelungen war, dafs die grofse Zahl der Organe sich zurückführen läfst auf wenige „Grundformen“, so handelt es sich darum, diese voneinander abzugrenzen und sie zu charakterisieren. Sehen wir zu, wie dies einer Morphologie gelungen ist, die sich auf einen lediglich formalen Standpunkt stellt. Unwillkürlich ging man dabei aus von den Vegetationsorganen, zumal man auch die Sporophylle der Blüte lediglich für „Blatt“organe hielt, während die Bedeutung der Sporangien erst durch Vergleich mit den Gefäfskryptogamen erkannt werden konnte.

Dafs die wichtigsten *Vegetationsorgane* der höheren Pflanzen Wurzel, Stengel und Blatt (Laubblatt) sind, zeigt die unmittelbare Beobachtung. Man fügte diesen Organen später noch die Haargebilde oder Trichome hinzu, die Anhängsel der Oberhaut darstellen, welche aus Epidermiszellen entspringen. Und als sich zeigte, dafs zur Bildung mancher Stacheln, Drüsen etc. auch tiefer liegende Gewebeschichten verwendet werden, schuf man für diese Gebilde die Kategorie der „Emergenzen“, deren Charaktere eigentlich wesentlich negativer Natur waren, d. h. sie sind weder Blätter, noch Sprosse, noch Wurzeln und entstehen nicht endogen. Bei den Sprossen, Blättern und Haaren abstrahierte man von all den verschiedenen Ausbildungsformen und fafste sie als Caulome Phyllome und Trichome zusammen. Hier ist zunächst hervorzuheben, dafs es der Morphologie nicht gelungen ist, diese Organkategorien durch scharfe, allgemein giltige Definitionen voneinander abzugrenzen, und trotzdem giebt es kaum noch Fälle, wo man zweifelhaft sein könnte, in welche Organkategorie ein bestimmtes Organ gehört, oder mit anderen Worten, was seine morphologische Bedeutung oder kürzer gesagt, seine *Homologie* ist, ein Begriff, auf den noch einzugehen sein wird.

Ebensowenig nämlich wie in der Systematik ein *einzelnes Merkmal* als ausschlaggebend für die Verwandtschaft betrachtet wird, ebensowenig kann auch ein einzelnes Merkmal ausschlaggebend für die Homologie eines Organes sein und das ist hier diejenige Gruppe von Eigenschaften, die man als die morphologischen zu bezeichnen pflegt. Es handelt sich darum festzustellen, welche Stellung es in der Gesamtentwicklung einnimmt, welchem Organe einer verwandten Form es entspricht, durch welchen Umbildungsvorgang es zu stande kam, oder mit anderen Worten, welcher *Funktionswechsel* eingetreten ist. Wir werden nachher sehen, zu welch unfruchtbaren Anschauungen die Vernachlässigung dieses Princips speciell bei der Betrachtung der Fortpflanzungsorgane geführt hat. Eine der grofsen Schwierigkeiten, die uns bei der Definition der *vegetativen* Organe auffallen, fällt bei den Fortpflanzungsorganen weg. Die eigentlichen Fortpflanzungsorgane (Sporangien, Oogonien etc.) haben der Natur der Sache nach keinen Funktionswechsel, sie behalten ihre Funktion und Form, und darin beruht ja auch mit ihre Wichtigkeit für die Systematik. Bei der Wichtigkeit der Frage, und der grofsen Unklarheit, die darin vielfach auch in neuester Zeit noch herrscht,

wird es nicht unnütz sein, auf die verschiedenen Versuche der Organabgrenzungen hier näher einzugehen [1]).

1. Dafs die Unterscheidung ursprünglich ausging von äufseren Formverschiedenheiten ist selbstverständlich. In dem Namen „Blatt" liegt schon, dafs man darunter ein flaches, plattes Organ verstand, das sich dadurch von dem meist cylindrischen Stengel unterschied, während man zu den Wurzeln alle unterirdischen Organe rechnete. Es ist jetzt eine allgemein bekannte Thatsache, dafs es Blätter giebt, die ganz wie Sprosse aussehen, und umgekehrt, werden doch selbst noch in einem der neuesten Lehrbücher die Blätter der Binsen als blattlose Sprossachsen bezeichnet, wohl deshalb, weil sie in der That wie cylindrische, blattlose Sprosse aussehen, und in demselben Werke werden die Rhizoiden der Moose als „Haare" bezeichnet, doch wohl auch nur, weil sie wie Haare höherer Pflanzen aussehen, obwohl sie mit denselben sonst natürlich gar nichts zu thun haben.

2) Die äussere Gestalt hängt enge zusammen mit der Funktion und mit dem anatomischen Bau. Bei den Vegetationsorganen aber kann die Form und damit auch der anatomische Bau sich ändern, es tritt die „Metamorphose" ein, und ein Blumenblatt ist homolog einem Laubblatt, trotzdem es eine ganz andere Form hat. Auch der anatomische Bau ist bei homologen Organen oft ein ganz verschiedener, und die Versuche, die man gemacht hat, um auf Grund des anatomischen Baues die blattähnlichen Zweige von Ruscus u. a. für Blätter zu erklären, sind so vollständig verunglückt, dafs es sich nicht lohnt, sie der verdienten Vergessenheit zu entreifsen.

3) Die Entwicklungsgeschichte von Stamm und Blatt zeigt in vielen Fällen Differenzen. Zunächst in der Entwicklungsdauer, die Blätter sind meist Gebilde begrenzten Wachstums, die Sprosse nicht. Nun giebt es freilich viele Sprosse, die normal gleichfalls begrenztes Wachstum besitzen, wie die Kurztriebe mancher Nadel- und Laubhölzer, aber diese können veranlafst werden, sich zu unbegrenzt wachsenden Trieben, zu Langtrieben umzubilden. Sie sind von demselben nicht specifisch verschieden, die Begrenztheit der Entwicklungsfähigkeit wird ihnen nur durch ihre Stellung im Gesamtaufbau aufgeprägt. Freilich wissen wir nicht, ob dies für alle Kurztriebe gilt. Es ist wahrscheinlich, dafs z. B. die nadelförmigen, blattlosen, als Assimilationsorgane dienenden Kurztriebe von Asparagus von vornherein als Sprosse begrenzter Entwicklung angelegt wurden, dafs also auch hier sich dieselbe Abstufung in der Organbildung findet, der wir noch oft begegnen werden. Sie findet sich auch bei niederen Pflanzen. Die „Blätter" von Chara z. B. sind nichts anderes als Kurztriebe, aber es ist, soweit wir bis jetzt wissen, unmöglich sie zu Langtrieben umzubilden und äufserst unwahrscheinlich, dafs dies je gelingen wird. Ebenso ist es bei den Samenpflanzen niemals gelungen, ein Blatt künstlich zu unbegrenzter Entwicklung zu veranlassen. Wohl aber macht die Natur selbst dies Experiment. Sie zeigt uns bei einigen Farnen Blätter, die mehrere Vegetationsperioden hindurch an ihrer Spitze weiter wachsen, und in viel auffallenderem Mafse ist dies der Fall bei der zu den merkwürdigsten Pflanzen der Erde gehörenden Gattung Utricularia. Die flutenden „Sprosse" der Wasserformen dieser

[1]) Vgl. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgesch. S. 127 ff. Bower, On the limits of the use of the terms „Phyllome and Caulome". Annals of botany I. S. 133 ff.

Gattung sind, ebenso wie die kriechenden Ausläufer der Landformen, wie ich nachgewiesen habe[1]), Blättern homolog. Aber der Unterschied von Stamm und Blatt ist ganz verwischt, die den Blättern homologen Organe bringen Blüten und andere Sprosse hervor und wachsen unbegrenzt weiter, nur durch eingehende Vergleichung läfst sich konstatieren, dafs sie offenbar hervorgegangen sind aus Blättern, die mit Spitzenwachstum begabt sind, und sich in eigenartiger Weise weiter entwickelt haben. Dies zeigt uns, dafs alle Unterschiede — so auch die von Sprofs und Blatt — nur relative, nicht allgemein durchgreifende sind. Die Art und Weise wie die Blätter am Vegetationspunkte einer Sprofsachse angelegt werden, ist von der der Sprosse nicht durchgreifend verschieden, und es würde keinen Zweck haben, auf die Beteiligung der verschiedenen Zellschichten eines Vegetationspunktes bei Anlage eines Blattes oder eines Seitensprosses einzugehen. Wohl aber ist ein Punkt noch zu erwähnen. Die Blätter sind in den meisten Fällen Auswüchse der Sprofsachse, sie entstehen an dem Vegetationspunkt derselben als seitliche Ausgliederungen. Terminale d. h. aus dem Ende eines Sprofsvegetationspunktes hervorgehende Blattorgane giebt es, wie wir später sehen werden, in den Blüten vieler Pflanzen. Aber auch die Kotyledonen der Monokotylen entstehen terminal am Embryo. Und sieht man davon ab, so giebt es bei den Embryonen mancher Monokotylen (auch denen von Jsoëtes) Fälle, wo Blätter entstehen, ohne dafs ein Sprofsvegetationspunkt nachweisbar wäre, und auch die Vegetationskörper von Lemna sind zweifellos nichts anderes als auseinander hervorsprossende Blätter[2]), nicht blattlose Zweige[3]), wie man vielfach angenommen hat.

Alle Versuche einer einfachen Definition von „Caulom“ (Stengel) und Phyllom sind mifslungen, und zwar weil keines der Merkmale, auf welche sie sich stützen, in allen den verschiedenen Verwandtschaftsreihen konstant ist. Pflanzen sind eben Lebewesen, deren Organbildung sich nicht nach Definitionen richtet, was wir können und was allein im Grunde Interesse hat, ist nur das: die Modifikationen der Organbildung innerhalb einer Gruppe durch Vergleichung *aller* Charaktere festzustellen. Wie etwa phylogenetisch die Blätter der Samenpflanzen entstanden, dafür haben wir keine Anhaltspunkte, und es kann deshalb nur von dichterischem Interesse sein, darüber zu spekulieren, wir werden unten sehen, dafs die Gliederung des Teiles des Vegetationskörpers, den wir mit Sachs zweckmäfsig als *Sprofs* bezeichnen, im Stamm und Blatt offenbar oft und auf verschiedene Weise in verschiedenen Gruppen des Pflanzenreiches zu stande gekommen ist.

An dem Beispiel der Haare läfst sich am schlagendsten zeigen, wie verkehrt es ist, die Charakteristik von Organen auf *ein* Merkmal bauen zu wollen. Haare oder Trichome sind die Bildungen, die auf der Epidermis der Pflanzen sich befinden. Es kann nun schon bei den gewöhnlichen, typischen Haaren zweifelhaft sein, ob es überhaupt *zweckmäfsig* ist, Organe der verschiedensten Funktion, die ein so äufserliches Merkmal miteinander teilen, unter einem Namen zusamenzufassen. Dies wäre gerechtfertigt, wenn diese Organe in irgend welchem inneren z. B. genetischem Zusammenhang miteinander stehen würden, wenn es z. B.

---

[1]) Der Aufbau von Utricularia. Flora 1889 S. 291. Ausführlicher in Morphol. und biolog. Studien in Ann. du jardin botanique de Buitenzorg vol. IX und S. II.

[2]) Siehe S. II 274 ff.

[3]) Für solche hat Hofmeister sogar die Blätter von Pistia erklärt.

gelänge nachzuweisen, dafs die Drüsenhaare der Labiaten homolog sind den Wollhaaren, welche sich bei manchen Arten dieser Familie finden, dafs also beide Haarformen aus einer gemeinsamen Grundform hervorgegangen oder eines derselben die Umbildung des andern sei[1]). Ein derartiger Zusammenhang mag bei manchen Haarformen vorhanden sein, aber sicher ist, dafs er bei sehr viel mehr nicht anzunehmen ist, dafs die verschiedenen Haarformen eben lediglich das gemeinsam haben, dafs sie Epidermisgebilde sind. Es ist dies aber nur ein äufserliches Moment. Wenn ich bei einer Labiate in einem Intercellularraum im Innern ein „Drüsenhaar" von demselben Bau und denselben Eigenschaften, wie die der auf der Epidermis stehenden, finden würde, so würde ich dies Gebilde trotzdem ein „Drüsenhaar" nennen. Die Stellung und Entstehung eines Organs ist für mich ein Moment, aber nicht das einzig ausschlaggebende. Ein jedes Organ ist gebildet durch eine Reihe gesetzmäfsig aufeinanderfolgender Entwicklungszustände, die begründet sind in seiner stofflichen Beschaffenheit, und die in gewisser Weise abgeändert werden können. Warum sollte sich die Änderung nicht auch auf den Ursprungsort beziehen können? Die Antheridien aller Lebermoose entspringen aus Oberflächenzellen, die von Anthoceros in einer geschlossenen Grube. Sind sie deshalb denen der anderen Formen nicht homolog? Die Frage ist hier nur, wie sind sie in die Grube gekommen, hat diese Abweichung für sie eine besondere Bedeutung, nicht die, sind sie deshalb etwas anderes als andere Antheridien. Immerhin mag bei den Vegetationsorganen eine solche Bezeichnung als „Trichome" auf Grund des Ursprungsortes in manchen Fällen bequem sein. Geradezu absurd ist es aber, wenn man, wie dies immer noch geschieht, auch manche Fortpflanzungsorgane als „Trichome" bezeichnet, nur deshalb, weil sie aus der Oberhaut hervorgehen! Die Gründe, welche ich früher dagegen geltend gemacht habe, sind grofsenteils nicht beachtet worden. Ich möchte dieselben deshalb hier wiederholen. Zunächst ist hervorzuheben, dafs der Ursprung aus der Epidermis eben nur eine und zwar eine rein formale Seite der Entwicklung darstellt. Es kommt nicht nur darauf an, wie ein Organ entsteht, sondern vor allem auch darauf, was es wird, und wenn man auch den Satz zugeben wollte, dafs alle „Trichome" aus der Epidermis entstehen, so folgt daraus noch lange nicht, dafs alles was aus der Epidermis entsteht ein Trichom ist. Es können auch Blattgebilde aus der äufsersten Zellenlage des Vegetationspunktes hervorgehen (das Perigon von Ephedra nach Strasburger) und die Adventivsprosse, welche auf abgeschnittenen Begoniablättern entstehen, entstehen aus der Epidermis, sehr häufig sogar — nach den Untersuchungen von Hansen — aus einer einzigen Epidermiszelle. Kein vernünftiger Mensch wird sie aber deshalb Trichome nennen. Ebensowenig Sinn hat es für mich, wenn man ein Farnsporangium ein „Trichom" nennt. Denn weder im ontogenetischen noch im phylogenetischen Sinne läfst sich annehmen, dafs ein Sporangium aus der Umbildung eines Haares hervorgegangen sei, dafs hier ein Funktionswechsel stattgefunden habe. Wir kennen die phylogenetische Entwicklung der Pteridophyten nicht, wir wissen nur, dafs die sporenbildende Generation dem Sporogonium eines Mooses homolog ist, wie aber etwa bei

[1]) Dafs auch bei Haaren Funktionswechsel vorkommt, ist mir unzweifelhaft. Ich habe dies jüngst an dem Beispiel der meiner Ansicht nach aus Drüsenhaaren hervorgegangenen, wasserabsondernden Haare der Rhinanthaceen zu zeigen gesucht. Flora 83. Bd. S. 426.

einer Entwicklung von einem sporogonartigen Gebilde aus die Sporangien sich differenziert haben, darüber können wir höchstens Vermutungen aufstellen. Nur wenn uns dieser Vorgang bekannt wäre, würden wir auch den „morphologischen Wert" der Sporangien kennen, sie jetzt mit den Haarbildungen zusammenzustellen, ist ganz sinnlos, vermutlich sind auch die Haare in vielen Fällen späteren Ursprungs als die Sporangien.

Ebenso ist es bei andern Fortpflanzungsorganen, z. B. den Samenanlagen (resp. dem Nucellus derselben), ferner den Antheridien und Archegonien der Archegoniaten. Von den Antheridien der Moose wissen wir, dafs sie bald als Abschlufs der Stammspitze, bald an Stelle von Blättern oder Haaren entstehen, was lediglich zeigt, dafs der Entstehungsort schwankend ist, wenn wir auf Grund dieser Thatsache sagen, dafs die „morphologische Bedeutung" dieser Gebilde eine verschiedene sei, so drücken wir damit nur aus, dafs die morphologische Bedeutung in diesem Sinne etwas Nebensächliches ist. Die Fortpflanzungsorgane entstehen naturgemäfs an den ihnen vorausgehenden Vegetationsorganen, und die Vegetationsorgane, welche die Fortpflanzungsorgane hervorbringen, sind vielfach in charakteristischer Weise umgebildet. Die Fortpflanzungsorgane selbst aber können nicht auf die Vegetationsorgane bezogen werden, sie sind, wenn wir uns auf den phylogenetischen Standpunkt stellen, offenbar — wenngleich in einfacherer Form — vorhanden gewesen, *ehe* der Vegetationskörper die Gliederung erreichte, die er jetzt besitzt. Namentlich bei den Samenpflanzen hat man vielfach die Träger der Fortpflanzungsorgane nicht scharf genug von den letzteren unterschieden. Man betrachtete ein Staubblatt z. B. als ein einheitliches Gebilde, während es doch besteht aus einem Sporophyll und den oft in dasselbe versenkten Sporangien (Pollensäcken). Ersteres ist ein umgewandeltes Blatt; letztere als umgewandelte Blattteile zu bezeichnen, führt zu keinem Sinn, wohl aber ist es eine wichtige Errungenschaft zu wissen, dafs sie homolog sind den Sporangien der Pteridophyten. Der Ausdruck homolog ist hier etwas näher zu erörtern. Er wird in verschiedenem Sinne gebraucht, der gerade an den Staubblättern erläutert werden kann. Wenn ich sage: ein Staubblatt ist einem Blatte homolog, der Pollensack einem Sporangium (oder wenn man will, einer Reihe von Sporangien) so hat beides nicht dieselbe Bedeutung. Ein Pollensack ist thatsächlich seiner *Funktion* nach nichts anderes als ein Sporangium, weil er Sporen hervorbringt, er nimmt in dem Gesamthaushalt der Samenpflanzen dieselbe Stelle ein, wie ein Mikrosporangium in dem von Selaginella, ein Staubblatt aber ist ein *umgebildetes* Blatt, das, weil es Sporangien hervorbringt, eine andere Gestalt und Funktion erhalten hat. Die Übereinstimmung der Pollensäcke mit den Sporangien würde uns unbekannt geblieben sein, wenn die Pteridophyten, namentlich die heterosporen, alle ausgestorben wären. Dafs ein Staubblatt ein umgebildetes Blatt ist, würden wir aber auch feststellen können, wenn nur Samenpflanzen auf der Erde vorhanden wären. Wir sollten also diese zwei Gesichtspunkte unterscheiden. Gewöhnlich werden homologe Organe als solche definiert, für die wir einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung annehmen dürfen, der aber oft sehr weit zurückliegen dürfte. Denn eine eingehende Betrachtung führt uns zu der Annahme, dafs vielfach von sehr einfachen Formen ausgehend sich mehrere *verschiedene* Reihen entwickelt haben, bei denen aber die Organbildung in mehr oder weniger übereinstimmender Weise erfolgte, weil sie von der Stammform her übereinstimmende Entwicklungs*möglich-*

keiten mitbekommen haben, d. h. die stoffliche Beschaffenheit so war, dafs die Entwicklung in übereinstimmender Weise sich abspielen mufste. So sind z. B. die Sporogonien von Laub- und Lebermoosen homolog. Aber es sind das zwei Reihen, oder vielmehr Reihenkomplexe, die sich voneinander getrennt haben müssen, als die Bildung der Sporangien so einfach war, sowie wir sie jetzt z. B. bei Coleochaete[1]) finden, wo man von Sporangien kaum reden kann. In beiden Reihen hat eine Weiterentwicklung stattgefunden, aber das Wesentliche der Sporangien lag von vornherein nur in der Sporenbildung, die Funktion ist dieselbe geblieben, während die sonstigen Gestaltungsverhältnisse nach den verschiedensten Richtungen hin auseinandergingen.

Noch deutlicher liegt die Sache bei den Vegetationsorganen der Lebermoose. Nehmen wir überhaupt eine Entwicklung an, so müssen sich bei den Lebermoosen beblätterte Sprosse mehrmals in verschiedenen Reihen unabhängig voneinander entwickelt haben. Die Blätter der z. B. akrogynen und anakrogynen Lebermoose wären einander somit nicht homolog. Andererseits entstehen sie am Vegetationspunkt bei allen wesentlich auf dieselbe Weise und stimmen auch in ihren sonstigen Eigenschaften überein, so dafs sie offenbar doch Gebilde vorstellen, die etwas Gemeinsames haben. Man hat deshalb mehrfach von einer Organisationshomologie gesprochen, die mit der phylogenetischen nichts zu thun hat, oder doch nur insofern, als man den noch undifferenzierten Ahnen gemeinsame Entwicklungsmöglichkeiten zuschreibt. Das sind Vorstellungen, die verwickelter sind als die übliche phylogenetische — meist mit sehr unsicheren Vermutungen rechnende — Definition, aber sich den Thatsachen näher anschmiegen als jenes Schema.

Von diesen homologen Bildungen sind zu trennen die analogen, wobei die Übereinstimmung zweier Organe meist nur darin besteht, dafs sie dieselbe „Anpassung“ an die Aufsenwelt aufweisen, was aber auf ganz verschiedenem Wege erreicht wurde. Es sei hier nur erinnert an die Euphorbien mit Kakteenhabitus, die vielerlei Pflanzen aus verschiedenen Familien mit Nadelblättern, die Thatsache, dafs wir bei Polytrichum ebenso wie beim Mohne Porenkapseln, bei dem Pilze Battarea ganz ähnliche Elateren wie bei vielen Lebermoosen antreffen etc. Es ist dies ja mit eine der Thatsachen, welche dazu führten, dafs man glaubte, die Morphologie habe von der Funktion der Organe ganz abzusehen, weil sie sonst homologe und analoge Organe verwechseln könnte. Allein wir haben gesehen, dafs dies nicht der Fall ist, und dafs wir zur Charakteristik der Organe auch die Funktion brauchen[2]), wenn wir uns nur der Thatsache des häufigen Funktionswechsels erinnern. Berücksichtigen wir diese Erwägungen, so werden wir bei den höheren Pflanzen[3]) zunächst unterscheiden:

1. die Vegetationsorgane, und zwar Wurzel und Sprofs mit ihren Anhangsgebilden, die man als „Haare“ resp. Emergenzen zusammenfassen mag;

2. die Fortpflanzungsorgane: Sporangien (inkl. Sporogonien) und die Sexualorgane, Antheridien und Oogonien resp. Archegonien.

---

[1]) Coleochaete gehört meiner Ansicht nach nicht zu dem „Archetypus“ der Archegainaten; es handelt sich hier lediglich um einen Vergleich.

[2]) Man versuche es doch einmal, eine Blüte oder ein Staubblatt zu definieren, ohne auf die Funktion dieser Organe Rücksicht zu nehmen!

[3]) Pteridophyten und Samenpflanzen.

Der Sprofs ist bei den höheren Pflanzen — von einigen stark rückgebildeten Parasiten abgesehen — in Sprofsachse und Blatt gegliedert. Es giebt zwar auch ganz blattlose Sprosse begrenzten Wachstums (die nadelförmigen oder blattähnlichen Assimilationssprosse der Asparagus-Arten, die Borsten der Setaria- und Cenchrus-Inflorescenz), aber dies sind doch nur Ausnahmen. Merkwürdig ist, wie in verschiedenen Verwandtschaftskreisen bei Pflanzen, welche die Blätter haben verkümmern lassen, doch wieder eine Gliederung zustande kommt, die ohne genauere morphologische Untersuchung ganz das Bild einer beblätterten Pflanze darstellt. Das bekannteste Beispiel dafür sind die „Phyllocladien" mancher Monokotylen; aber derselbe Vorgang kehrt wieder bei Phyllanthus-Arten und bei einer Anzahl von Sukkulenten, sowohl Kakteen als Euphorbiaceen. (Vgl. I. Teil, daselbst auch Abbildungen hierher gehöriger Fälle.) Aufserdem sehen wir, dafs auch bei niederen Formen dieselbe Gliederung des Sprosses sich einstellen kann. Die Geschlechtsgeneration vieler Lebermoose und die sämtlicher Laubmoose zeigt deutlich eine Gliederung in Sprofsachse und Blatt, und zwar ist dieselbe bei den Lebermoosen, wie oben erwähnt, in verschiedenen Verwandtschaftskreisen erreicht worden, die sich unabhängig voneinander entwickelt haben. Dafs die Blätter der Geschlechtsgeneration der Moose nicht homolog sind denen der ungeschlechtlichen Generation der Gefäfskryptogamen, ist ohne weiteres klar. Sollen wir deshalb für beide verschiedene Namen gebrauchen? Ein solcher Vorschlag ist in der That von Bower gemacht worden[1]). Es fragt sich aber, ob das zweckmäfsig wäre. Meiner Ansicht nach ist es einfacher, die alte Bezeichnung beizubehalten, mit dem Bewufstsein, dafs sie sich nicht auf Homologieen, sondern auf Analogieen gründet. Je verwickelter der Apparat an Kunstausdrücken in einer Wissenschaft wird, desto schwieriger ist seine Handhabung, und er ist ja doch nur Mittel zum Zweck[2]). Ich sehe deshalb auch kein Bedenken, die blattähnlichen Organe, die wir bei manchen „Thallophyten" finden, als Blätter zu bezeichnen (vgl. unten). Einige Florideen haben durchaus eine analoge Gliederung erreicht, wie bei den höheren Pflanzen, z. B. die in Fig. 17 abgebildete Polyzonia jungermannoïdes, und auch bei Phaeophyceen fehlt es nicht an Beispielen, auch hier in verschiedenen Entwicklungsreihen, so in denen der Laminariaceen und Fucaceen.

Der Weg, auf welchem diese Gliederung in Sprofsachse und Blatt zustande gekommen ist, kann ein sehr verschiedener sein.

Es soll im folgenden kurz gezeigt werden, auf wie mannigfaltigen Wegen, von einfachen Anfängen ausgehend, bei niederen Pflanzen eine solche Gliederung erreicht wird.

---

[1]) On the limits of the use of the terms „Phyllome" and „Caulome". Annals of botany I S. 135 ff.

[2]) Etwas anderes ist es, wenn die Beachtung der Homologie uns zur Beseitigung unnötiger Benennungen bringt. Der Ausdruck „corpusculum" für die Archegonien der Gymnospermen ist wohl schon ganz verschwunden, und wenn wir einen Pollensack z. B. ein Mikrosporangium nennen, so ist das kein neuer Ausdruck, sondern nur die Übertragung einer bei den Pteridophyten unentbehrlichen Bezeichnung.

§ 3.

Organbildung und Arbeitsteilung bei niederen Pflanzen (Thallophyten).

Ein Vegetationskörper, dessen Sprofsachse nicht mehr in Stamm und Blatt gegliedert ist, wird als Thallus bezeichnet; einen flach, blattähnlich ausgebildeten Thallus hat man früher auch als „frons“ bezeichnet, eine überflüssige Benennung, die glücklicherweise im Aussterben begriffen ist. Der Ausdruck Thallus, der auch nichts anderes bedeutet als Sprofs, ist von Acharius[1]) zuerst auf die Flechten angewendet, nachher auf Algen, Pilze und die thallosen Lebermoose übertragen worden. Dafs eine scharfe Grenze zwischen einem Thallus und einem beblätterten Sprofs nicht zu ziehen ist, zeigen schon die unten anzuführenden Beispiele. Es ist auch versucht worden, neben dem Begriff Thallus noch den des „Phytoms“ aufzustellen. Darunter versteht Nägeli den Vegetationskörper der einzelligen Pflanzen, ferner den aus gleichwertigen Zellen bestehenden und den zwar verzweigten, aber nur mit unter sich und dem Mutterorgan gleichwertigen Verzweigungen versehenen Vegetationskörper. Das Phytom soll sich vom Thallus resp. Thallom dadurch unterscheiden, dafs der Thallus „Trichome“ hervorbringt. Diese Unterscheidung erscheint durchaus entbehrlich. Die mehrzelligen „Phytome“ fallen teils unter den später zu erörternden Begriff der Kolonieen resp. Coenobien, und von „Trichomen“ in dem Sinne wie bei den höheren Pflanzen kann man bei den Thallophyten überhaupt nicht sprechen. Die Organe, die man bei ihnen als haarartige bezeichnen kann, haben den verschiedensten Ursprung und die verschiedenste Funktion[2]), es sind darunter Haftorgane, Schutzorgane der verschiedensten Art, solche, die Schleim absondern, und viele, deren Bedeutung wir nicht kennen. Sie haben nur das gemeinsam, dafs sie klein bleibende Anhängsel des Thallus darstellen und mit den Haaren höherer Pflanzen vielfach eine gewisse äufsere Ähnlichkeit haben, aber es fehlt ihnen, da keine Epidermis vorhanden zu sein pflegt, natürlich auch das formale Merkmal, das man für jene, wie wir oben sahen, als das ausschlaggebende betrachtete.

Gerade die niederen Pflanzen bieten Anhaltspunkte dafür, wie, von einfachen Formen ausgehend, in einer Reihe eine höhere, mit Arbeitsteilung verknüpfte Gliederung entstehen kann, ein Vorgang, der sich nicht nur einmal vollzogen, sondern in verschiedenen Reihen wiederholt hat. Diejenige Gliederung, welche bei den höheren Pflanzen sich findet, erscheint dabei nur als ein Einzelfall der überhaupt aufgetretenen.

Ein- und mehrzellige Pflanzen, Zellkolonieen und Zellstaaten.

Die äufseren Gestaltungsverhältnisse des Pflanzenkörpers sind bedingt durch die Eigenschaften der lebendigen Substanz, des Protoplasmas, das bei den höheren Pflanzen eingeschlossen ist in den zahlreichen Zellen,

---

[1]) Vgl. z. B. Acharius, Lichenographia universalis. Gottingae 1810 (p. 3: „In omni Licheno completo duae .... sese offerunt partes, quarum una corpus ipsius Lichenis constituens thallus a me dicitur“ . . .).

[2]) Vgl. u. a. Moebius, Morphologie der haarartigen Organe bei den Algen. Biolog. Centralblatt XII S. 71 ff.

die den Pflanzenkörper zusammensetzen. Nur unter den niederen Pflanzen finden wir einzellige vor. Wie Sachs gezeigt hat[1]), ist indes der Zellbegriff, wie er historisch sich entwickelt hat, ungenügend geworden, er führt zu offenbar unrichtigen Vergleichen. Wenn man eine Caulerpa und eine Diatomee oder Desmidiee alle als einzellig bezeichnet, so ist damit offenbar nur ein äufserer Umstand hervorgehoben: der, dafs alle diese Pflanzen, von einer Zellhaut umgeben, einen nicht gekammerten Protoplasmakörper einschliefsen[2]). Der innere Bau dieser Plasmakörper ist indes ein verschiedener. Es zeigt sich dies dadurch, dafs der eine (bei Desmidieen und Diatomeen) nur einen, der andere viele Zellkerne hat. Darin spricht sich aber eine verschiedene Organisationshöhe aus. Nehmen wir ein Beispiel. *A* sei eine einkernige, *B* eine mehrkernige Zelle. Beide sollen sich vermehren durch Schwärmsporen. Dies kann bei *B* einfach dadurch geschehen, dafs jeder der vorhandenen Zellkerne sich mit Protoplasma umgiebt, resp. dafs der Plasmakörper sich in einzelne Teile sondert. Bei *A* mufs erst ein wiederholter Teilungsvorgang eintreten. Die vielkernige Zelle ist also der einkernigen in diesem Beispiel zeitlich voraus, und aufserdem zeigt sie in ihrem vegetativen Leben ein Verhalten, das bei der andern erst zur Zeit der Fortpflanzung eintritt — nämlich eben das, dafs sie vielkernig ist. Sie entspricht also nicht dem vegetativen, sondern dem vor der Fortpflanzung erreichten Zustand der einkernigen Zellen. Diese Erwägung veranlafst uns, den Sachsschen Energidenbegriff anzuwenden. „Unter einer Energide," sagt Sachs, „denke ich mir einen einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma." Diese Energiden können dann in Ein- oder Mehrzahl in einer Zellkammer eingeschlossen sein. Es ist dabei nicht notwendig, dafs die von einem Zellkern „beherrschte" Protoplasmamasse immer dieselbe sei[3]); aber gerade das Verhalten der Kerne bei der Bildung der Fortpflanzungsorgane der Siphoneen spricht deutlich für die Rolle, die ihnen der Begriff „Energide" zuweist, und ebenso das Verhalten bei der Regeneration. Bei der Fortpflanzung, sowohl der geschlechtlichen als der ungeschlechtlichen, treten in den genauer untersuchten Fällen einzelne Energiden auf, oder, wo dies nicht der Fall ist, wie bei den Schwärmsporen von Vaucheria[4]), zeigte das Verhalten der Cilien sehr deutlich, dafs kein einfaches, sondern ein aus vielen Energiden zusammengesetztes Gebilde vorliegt. Demnach unterscheiden wir auf

[1]) Vgl. namentlich dessen Physiologische Notizen II. Beiträge zur Zellentheorie. Flora 75. Bd. 1892 S. 57 und IX. Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen ibid. 81. Bd. (Ergbd. z. Jahrg. 1895).

[2]) So sagt z. B. L. Klein (vgl. Untersuch. über Morphologie und Biologie bei der Gattung Volvox; Ber. d naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. V Heft 1 S. 43): „Die höchste Ausbildungsstufe erweist das einzellige Individuum bei den Siphoneen — bei welchen die Natur einmal zeigen wollte, welche Entwicklungshöhe sich mit einer einzigen Zelle erreichen läfst, denn als solche müssen wir den Thallus trotz Gröfse und weitgehender Arbeitsteilung bezeichnen."

[3]) Rofs und Reiter bilden in einem Kavallerieregiment eine „Einheit", auch wenn die Pferde gewechselt werden!

[4]) Wie Schmitz nachgewiesen hat, entsprechen jedem Zellkern, oder, wie wir jetzt sagen können, jeder Energide zwei Cilien, die ganze vielwimperige Schwärmspore also einem Komplex zahlreicher zweiwimperiger. — Die Verschiedenheit monergider und polyergider Zellen spricht sich namentlich auch durch ihr Verhalten bei der „Regeneration" aus; kleine Stücke des Inhalts polyergider Zellen können (sofern sie eine oder mehrere Energiden enthalten) zu neuen Zellen auswachsen, bei monergiden Zellen ist eine solche Teilbarkeit nicht vorhanden.

Grund der neueren Zellenlehre zunächst nicht mehr ein- und mehrzellige, sondern monergide (abgekürzt aus monenergide) und polyergide Pflanzen; die polyergiden lassen sich dann in celluläre (die gewöhnliche Form) und nichtcelluläre gruppieren, je nachdem die Energiden in Zellkammern eingeschlossen sind oder nicht. Polyergide nichtcelluläre Pflanzen sind z. B. die Myxomyceten (falls man diese überhaupt zu den Pflanzen rechnen will) und die nur gegen aufsen durch eine Membran abgegrenzten Siphoneen, Organismen, die beide nur als Bewohner des Wassers oder ständig feuchter Standorte denkbar sind, in denen die Myxomyceten bis zum Fortpflanzungsstadium verborgen leben. Bei Landpflanzen dagegen tritt allgemein der celluläre Bau auf, wobei die einzelnen Zellkammern durch feste Wände voneinander getrennt sind. Die Schilderung des inneren Baues der Pflanzen gehört indes nicht hierher, dagegen konnte die oben kurz gegebene Auseinandersetzung auch vom organographischen Standpunkt aus nicht übergangen werden. Dafs es auch zwischen den einzelnen oben aufgestellten Kategorieen Übergänge giebt, braucht kaum hervorgehoben zu werden, als solche können z. B. die Siphonocladiaceen aufgefafst werden, deren fadenförmiger, verzweigter Thallus aus polyergiden Zellen besteht.

Die Gestaltungsverhältnisse monergider Pflanzenkörper zu schildern, liegt nicht in der Aufgabe dieses Buches. In einer Anzahl von Fällen ist es gelungen, die Form derselben mit den Lebensverhältnissen in Beziehung zu setzen, so bei manchen Diatomeen, bei denen die festsitzenden anders gestaltete monergide Zellen haben, als die beweglichen oder schwebenden; ebenso ist klar, dafs die birnförmige Gestalt der meisten Schwärmsporen für ihre Bewegung besonders geeignet ist. In andern Fällen kennen wir die speciellen Lebensverhältnisse noch zu wenig, um sagen zu können, ob z. B. die stabförmigen oder sichelförmigen Desmidieen anderen Verhältnissen angepafst sind, als die platten.

Der Übergang von monergiden zu polyergiden Formen hat offenbar in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen stattgefunden und zwar dadurch, dafs die bei der Teilung entstandenen Energiden sich nicht vereinzelten, sondern im Verbande miteinander blieben. Nägeli[1]) hat das schon vor längerer Zeit folgendermafsen geschildert: „Die Zellen, die bei der einfacheren Pflanze sich als Keime lostrennen und die Anfänge neuer Individuen darstellen, werden bei der nächsthöheren Pflanze Teil des individuellen Organismus und verlängern die Ontogenie um einen entsprechenden Schritt."

Der Verband, in welchem die einzelnen Energiden miteinander stehen, kann ein mehr oder minder inniger sein. Eine polyergide Pflanze ist entweder eine (celluläre oder nichtcelluläre) Energiden-Kolonie (oder Coenobium = Energiden-„Horde"), bei der eine Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Energiden noch nicht aufgetreten ist und jede Energide auch für sich zu leben vermag, oder die Energiden zeigen eine Arbeitsteilung und werden in Verbindung damit verschieden voneinander, sie gestalten sich zum Energiden-„Staat"; dies ist der Fall, wie er bei der Mehrzahl der polyergiden Pflanzen verwirklicht ist. Zwischen beiden giebt es natürlich Übergänge, schon weil die Abtrennung eine künstliche, auf die extremen Verhältnisse begründete ist.

---

[1]) Nägeli, Systematische Übersicht der Erscheinungen im Pflanzenreich. Freiburg i. B. 1853. Ferner: Mechanisch-physiol. Theorie der Abstammungslehre S. 332.

I. Kolonieen.

Die äufsere Form der Kolonieen ist eine sehr verschiedene; ich möchte im folgenden lediglich einige Beispiele herausgreifen, um zu zeigen, worauf es hier ankommt.

A. Nicht festsitzende Kolonieen.

1. Kolonieen nackter Energiden (nichtcelluläre Energidenkolonieen) finden wir in den Plasmodien der Myxomyceten. Die Vorteile der Koloniebildung hängen hier offenbar mit der Sporenbildung und namentlich der Sporenverbreitung zusammen. Eine Energidenkolonie kann gröfsere, für die Verbreitung der Sporen besser ausgerüstete Fruchtkörper aufbauen. Besonders lehrreich ist, dafs bei einer niederen Entwicklungsreihe, der der Acrasieen, die vegetativen Energiden noch vereinzelt leben, kein Plasmodium bilden, und erst wenn die Sporenbildung herannaht, zusammenkriechen. Ein Fruchtkörper kommt dabei bei Guttulina z. B. noch nicht zur Ausbildung, und ein besonderer Vorteil des Zusammenkriechens der Energiden oder des Zusammenlagerns der Sporen ist nicht abzusehen, wenn man nicht etwa annehmen will, dafs ein solches Sporenhäufchen für die Verbreitung der Sporen günstigere Aussichten biete, als eine einzelne Spore sie hat. Nehmen wir aber als einmal gegeben an (ohne dafs wir uns um den Nutzen weiter kümmern), dafs die ursprünglich freilebenden (hier als Amöben zu bezeichnenden) Energiden eine Anziehung aufeinander ausüben (wahrscheinlich eine chemotaktische),

Fig. 2. Keimung und Plasmodienbildung des Myxomyceten Chondrioderma difforme; aus den Sporen schwärmen nackte, bewimperte Energiden aus (*a*—*g*), die zu Amöben (*i*, *k*) werden; diese kriechen, wie *l* zeigt, zu einer Energidenkolonie zusammen; *n* ältere Energidenkolonie (Plasmodium). (Lehrb.)

so läfst sich, von den Acrasieen ausgehend, eine fortschreitende Reihe zusammenstellen, bei der die Sporenbildung in einen immer späteren Zeitpunkt nach der Koloniebildung verlegt wird, also zwischen der letzteren und der Sporenbildung ein vegetatives Stadium eingeschaltet wird, das ermöglicht,

viel mehr Sporen zu bilden, als Energiden sich zur Kolonie vereinigt hatten, während ursprünglich (bei Guttulina) die Zahl der Sporen und der Energiden gleich war. In den höchst entwickelten Fällen findet schon bei den Acrasieen eine Arbeitsteilung unter den Energiden statt, es bilden sich Fruchtkörper, bei denen nicht mehr alle Energiden zu Sporen werden, sondern nur ein Teil — allerdings der gröfsere —, während andere zum Aufbau des Stieles Verwendung finden.

Lehrreich sind die von Brefeld näher untersuchten Arten Polysphondylium violaceum und Dictyostelium mucoroïdes[1]). Aus den keimenden Sporen gehen hier nackte, amöboide Energiden hervor, die sich durch Zweiteilung vermehren, aber nicht, wie bei andern Schleimpilzen, zu einem Plasmodium sich vereinigen. Erst zur Bildung eines Fruchtkörpers kriechen sie in ungemein grofser Zahl zu einer dichten Masse zusammen, wobei offenbar chemotaktische Richtungsbewegungen mit im Spiel sind. Nun tritt eine „Arbeitsteilung" ein. Nicht alle werden, wie bei den niederen Formen dieser Reihe noch geschieht, zu Sporen. Eine mittlere Partie der Amöbenmasse wird zur Bildung eines zelligen Stieles verwendet, die hier gelegenen Amöben nehmen Wasser auf, welches sie andern entziehen, umgeben sich mit einer Membran und werden zu polyedrischen Zellen. Der Stiel wächst an seiner Spitze, indem die hier gelegenen Amöben zu Stielzellen umgebildet werden. An dem Stiel kriechen die Amöbenmassen in die Höhe, und wenn er fertig ist, werden alle nicht zur Stielbildung verwendeten Amöben zu Sporen. Offenbar sind die Amöben ursprünglich alle gleich. Es hängt von ihrer Lage im Amöbenhaufen und von ihrer gegenseitigen Beeinflussung ab, ob eine Amöbe zur Stielzelle oder zur Spore wird. Dafs die Stielbildung für die Sporenverbreitung vorteilhaft ist, ist klar; sie hat dieselbe Funktion wie bei den Moossporogonien etc. Ein an seiner Spitze durch neu heraufkriechende Energiden wachsender Polysphondyliumfruchtkörper stellt ein sonderbares Gegenstück zu einem Sprofs einer höheren Pflanze dar, der auch an seiner Spitze — am Vegetationspunkt — embryonale, weiter unten fertig ausgebildete Energiden besitzt.

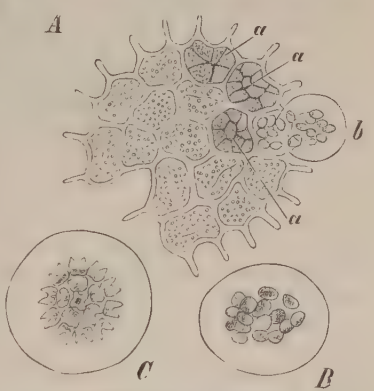


Fig. 3. Pediastrum granulatum (nach A. Braun). *A* Kolonie, deren Zellen bis auf vier entleert sind; der Inhalt der letzteren wird zur Bildung von Tochterkolonieen verwendet. *B* Junge Kolonie, deren Zellen noch regellos angeordnet sind. *C* Etwas ältere Kolonie, deren Zellen sich in eine Ebene angeordnet haben; die äufseren sind deutlich zweispitzig, die inneren zeigen nur eine Andeutung davon. (Lehrb.)

2. Kolonieen behäuteter Energiden.

Angeführt werden sollen nur einige Beispiele, welche für allgemein organographische Fragen lehrreich sind.

a) Protococcaceen. In Fig. 3 abgebildet ist eine gröfstenteils aus entleerten Zellen bestehende Kolonie von Pediastrum granulatum, einer häufigen Süfswasseralge. Wir bemerken, dafs die den Rand der tafelförmigen Kolonie einnehmenden Zellen andere Gestalt haben als die inneren, sie sind mit zwei hornförmigen Fortsätzen versehen, oder, kurz gesagt, zweiarmig. Bei den inneren Zellen tritt dies nicht hervor. Aber die Durchmusterung einer Anzahl von Formen (auch das in Fig. 3 *C* abgebildete Jugendstadium) zeigt uns, dafs eigentlich alle Zellen die

[1]) Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie 6. Heft.

Fähigkeit haben, zweiarmig zu werden, dafs aber die inneren durch ihre dichte Zusammenlagerung daran verhindert werden, diese Form anzunehmen. Würde man die regelmäfsige Anordnung der Zellkolonie bei ihrer Geburt stören, so würden gewifs alle Zellen zweiarmig werden. Wir sehen also, dafs hier schon eine, wenn auch nicht sehr tiefgreifende gegenseitige Beeinflussung der Zellen eintritt. Die einzelnen Zellen der Pediastrumkolonie werden übrigens nach Chodat frühzeitig polyergid, und bei der Bildung einer neuen Kolonie trennen sich dann die Energiden, die aus einer Zelle hervorgingen, voneinander. Welche Kräfte die Ausbreitung der Pediastrumkolonie in eine Ebene bedingen, wissen wir nicht, vielleicht kommt die Richtung der Lichtstrahlen dabei in Betracht.

b) Bei der Gruppe der Volvocineen sind die Gestaltungsverhältnisse der Kolonieen besonders lehrreich. Es finden sich hier einzeln lebende, monergide Formen mit freibeweglichen Zellen, wie Chlamydomonas, und solche, an deren hochentwickelten, aus zahlreichen Zellen bestehenden Kolonieen sogar eine Polarität und Arbeitsteilung deutlich hervortritt, wie Volvox.

Chlamydomonas besteht aus behäuteten, mit zwei Cilien versehenen, annähernd ellipsoidischen oder kugeligen Energiden, die sich durch Teilung vermehren. Bei der von Goroshankin untersuchten Chl. Braunii z. B. entstehen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung meist vier, seltener zwei Tochterzellen. Die sich zur Teilung anschickende Zelle wird bewegungslos und teilt sich durch eine Längswand, der eine zweite, auf der ersten rechtwinklig stehende folgt. Die vier Tochterzellen trennen sich voneinander. Würden sie — in einer Ebene liegend — vereinigt bleiben, so würden sie eine vierzellige Kolonie bilden, wie sie bei der Gattung Gonium[1]) vorkommt. Hier sind vier bis sechzehn einander ganz gleiche Zellen von einer gemeinsamen Schleimhülle umgeben, sie bilden eine flache, tafelförmige Kolonie, deren Zellen nicht, wie man früher annahm, durch Protoplasmafortsätze miteinander in Verbindung stehen. Wie wenig innig die Zellen miteinander verbunden sind, zeigt auch die Thatsache, dafs bei Gonium pectorale (wie Bütschli angiebt) häufig einzelne Zellen die Kolonie verlassen und als chlamydomonasartige Wesen frei umherschwärmen; manchmal lösen sich auch die Kolonieen ganz in einzelne Zellen auf. Jede der Zellen kann zum Ausgangspunkt einer neuen Kolonie werden, eine vegetative Vermehrung der Zellen aber findet, nachdem die Kolonie einmal gebildet ist, nicht mehr statt. Denken wir uns die flache Gonium-Kolonie zu einer Hohlkugel eingestülpt, so erhalten wir Eudorina-Kolonieen (ebenso entstehen in etwas abgeänderter Weise auch die Pandorina-Kolonieen). Auch hier sind die Zellen noch sämtlich gleichwertig und nicht miteinander in Verbindung. Anders bei der Gattung Volvox[2]) selbst. Zu nächst ist hervorzuheben, dafs hier schon die Zahl der Zellen, sowie die Gröfse der ganzen Kolonie eine bedeutendere ist, als bei den oben angeführten Gattungen. Erstere schwankt bei Volvox aureus zwischen 200 und 3000, bei Volvox globator zwischen 1500 und 16400 (bei den hier allein in Betracht kommenden ungeschlechtlichen Kolonieen); der merkwürdige feinere Bau der Kolonieen kann hier nicht geschildert werden, es genügt, zu erwähnen, dafs sie zwei Pole besitzen, die sich sowohl entwicklungsgeschichtlich als ihrem Baue nach unterscheiden. Der eine, bei der Bewegung nach vorn gerichtete

[1]) Vgl. Migula, Beiträge zur Kenntnis des Gonium pectorale. Botan. Centralblatt Bd. 43. 1890.

[2]) Vgl. darüber namentlich Klein, Morphol. u. biol. Studien über die Gattung Volvox (Pringsh. Jahrb. XX) und: Vergl. Unters. über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg Bd. 5, 1890, sowie die dort angeführte Litteratur.

trophische Pol ist der, an welchem das Zusammenschliefsen der Zellen aus einer konkaven Platte zur Kugel stattfand; zuweilen bleibt hier noch eine Öffnung erhalten. Die Zellen, welche dem trophischen Pole genähert liegen, sind die Ernährungszellen, während in der hinteren Hälfte der Kolonie diejenigen sich finden, welche die Fortpflanzung übernehmen (die Kolonieen sind hier immer entweder mit geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen versehen); die im vordern Pol befindlichen Zellen haben einen besonders grofsen, roten Augfleck (Stigma), der bei der Orientierung der Bewegung offenbar eine Rolle spielt. Gegen den Äquator der Kolonie zu wird er kleiner und verschwindet nach hinten ganz oder wird durch ein farbloses Öltröpfchen ersetzt. Auch in der hinteren Koloniehälfte werden aber nicht alle Zellen zu Fortpflanzungszellen; bei V. globator sind es deren meist nur acht. Die übrigen haben lediglich Ernährungsfunktion. Sie gehen später zu Grunde, offenbar werden sie von den Fortpflanzungszellen ausgesogen; ihre Protoplasmakörper wachsen dementsprechend auch während der Entwicklung der Fortpflanzungszellen nicht mehr und werden substanzärmer. Eine solche weitgehende Beeinflussung der Zellen wird dadurch erleichtert, dafs sie miteinander durch Plasmafortsätze in Verbindung stehen, Verbindungen, die in der hinteren generativen Hemisphäre zahlreicher sind, als in der vorderen, trophischen. So sehen wir also bei Volvox schon eine Arbeitsteilung eingetreten 1. innerhalb der vegetativen Zellen insofern, als die vorderen etwas anders organisiert sind, als die hinteren, 2. zwischen vegetativen und generativen Zellen. Die vegetativen Zellen gehen zu Grunde, sie arbeiten für die generativen. Es wird dadurch der Kolonie ermöglicht, unter günstigen Umständen rasch sich zu vermehren und sogleich kräftige Tochterkolonieen in die Welt zu senden. Thatsächlich findet unter solchen Umständen auch eine ungemein ergiebige Vermehrung statt. Dafs übrigens auch bei den andern Volvocineenkolonieen eine, wenngleich viel weniger tiefgreifende, gegenseitige Beeinflussung der Zellen stattfindet, ergiebt sich schon aus ihrer gemeinschaftlichen Schwimmbewegung, welche offenbar eine Regulierung der Cilien-

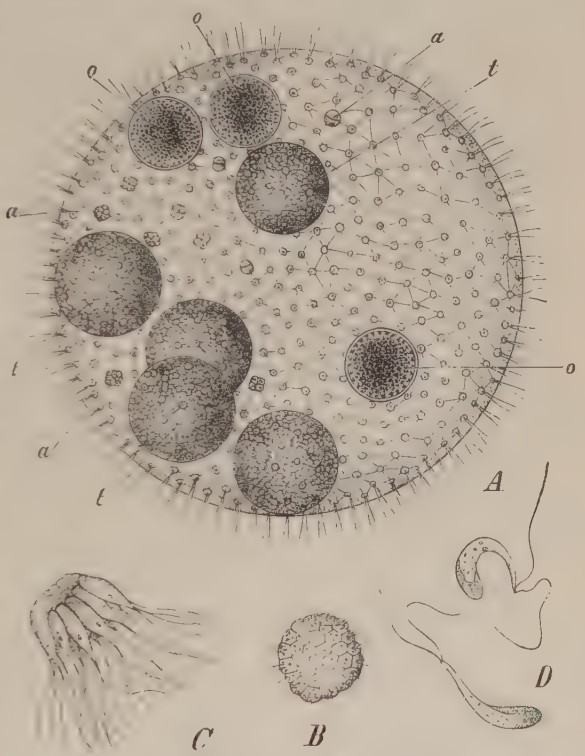


Fig. 4. Volvox aureus (nach L. Klein). *A* Alte, mit Tochterkolonieen (*t*), Eizellen und Antheridien versehene Kolonie. Die Zellen treten nur als kleine Kreise auf der Kugeloberfläche hervor. *B* Junge Kolonie. (Lehrb.)

thätigkeit der einzelnen Zellen voraussetzt. Dafs wir auch Volvox selbst noch als Kolonie bezeichnen, hat eigentlich nur dadurch Berechtigung, dafs die Beziehungen zu den Kolonieen der andern Volvocineen so klar zu Tage liegen; rein für sich betrachtet könnte man Volvox auch eine echte vielzellige Pflanze, einen Zellenstaat nennen. Einer experimentellen Behandlung ist bis jetzt die Frage nicht unterworfen worden, ob etwa bei einer Zerstörung der generativen Zellen beliebige andere sich zu solchen ausbilden können; wenn die Zerstörung ohne tiefgreifende Schädigung der Kolonie und frühzeitig genug möglich wäre, ist die Frage wahrscheinlich zu bejahen. Dafs auch betreffs der hier nicht zu erörternden Fortpflanzungsorgane bei den Volvocineen eine sehr lehrreiche Stufenfolge von Isogamie zu Oogamie sich findet, daran sei hier nur erinnert. Die Spermatozoiden von Volvox stellen eine Parallelbildung zu den Spermatozoiden der Archegoniaten dar; ihre langgestreckte Gestalt steht, meiner Ansicht nach wie bei diesen, damit in Verbindung, dafs sie, um zu den Eizellen zu gelangen, sich in gallertige Substanzen einzubohren haben.

Fig. 5. Licmophora flabellata (nach Smith). Diatomeen-Kolonie mit verzweigten Gallertstielen.

B. Die festsitzenden Kolonieen

haften am Substrate entweder durch Ausscheidung einer haftenden Substanz oder durch Ausbildung besonderer Haftorgane, die vielfach infolge äufserer Reize (namentlich sog. Kontaktreize) auftreten, und vielleicht ursprünglich durch das Vorhandensein einer solchen Reizbarkeit entstanden sind. Durch das Vorhandensein einer angehefteten Basis ist eine weitere Differenzierung der Kolonie gegeben, welche zu der eines Zellenstaates namentlich dann übergeht, wenn das der Basis entgegengesetzte Ende der Kolonie sich zum Vegetationspunkt gestaltet. Dieser Schritt hat offenbar mehrfach stattgefunden. Zunächst seien aber einige Beispiele geschildert, in denen er nicht gethan wurde. Die von einer gemeinsamen Gallerthülle umgebenen Kolonieen von Apiocystis scheiden an der Basis eine Haftsubstanz in Gestalt einer Art Haftscheibe aus. Die eigentümlichen „Pseudocilien" dieser Alge, welche aus der Gallerthülle hervorragen, möchte ich für Organe halten, welche für den Stoffaustausch (namentlich auch den Gaswechsel), welcher durch die derbe Gallerthülle erschwert ist, in Betracht kommen.

Sehr mannigfaltige, sowohl frei flottierende als festsitzende Koloniebildungen kommen bei den Diatomeen vor, wobei die einzelnen Zellen meist durch Gallertausscheidung zusammengehalten sind: solche Ausscheidungen dienen bei den festsitzenden Kolonieen auch zur Anheftung. Eine Arbeitsteilung unter den Zellen der Kolonieen ist nicht bekannt, abgesehen davon, dafs bei manchen, wie bei der Gattung Achnantus, bei der die Kolonieen fadenförmig und an einem Ende des Fadens angeheftet sind, nur diese Basalzelle den Schleimfaden ausscheidet. Sie verhält sich also anders als die übrigen Zellen der

Kolonie, von denen aber jede wohl im stande wäre, die Bildung des Schleimfadens zu übernehmen.

Auch bei der in Fig. 5 abgebildeten Licmophora flabellata (L. radians K.) ist nur scheinbar eine verschiedene Ausbildung der einzelnen Glieder der Kolonie vorhanden. Die Zellen sitzen hier in fächerförmiger Anordnung auf den etwas verbreiterten Enden verzweigter Gallertstiele, die Äste sind aber von verschiedener Stärke. Einige sind kurz und dünn und tragen nur wenige Zellen, andere sind viel dicker und länger und mit zahlreichen Zellen am Ende versehen. Diese Erscheinung erklärt sich dadurch, dafs die Gallert am unteren Ende der Zellen ausgeschieden wird, und dafs dann einzelne Zellen sich von den anderen abtrennen. Sie fahren mit der Gallertausscheidung fort und bilden so einen neuen Stiel, der notwendig dünner und kürzer sein mufs, als der, welcher von einer gröfseren Zahl von Zellen hervorgebracht wird. Es kommt so ein Bild zu stande, welches dem eines monopodialen Verzweigungssystemes ähnlich sehen kann. Aber die Ähnlichkeit ist nur eine äufserliche, die Zellen sind alle gleich, die Abtrennung einzelner kein regelmäfsiger Vorgang. Etwas anderes würde es sein, wenn die Zellen der „Seitenäste" nach einiger Zeit ihre Wachstums- und Teilungsfähigkeit einstellen würden, während die an der Spitze der Hauptachse gelegenen sie beibehielten. Dazu liegt bei diesen nur durch Gallerte verbundenen Zellen aber weder ein äufserer noch ein innerer Grund vor[1]).

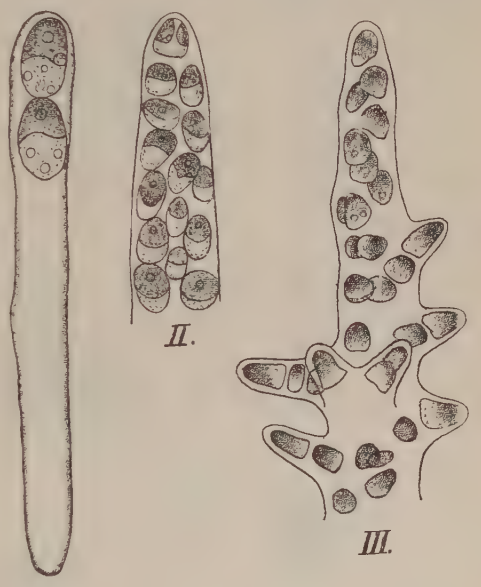


Fig. 6. Hydrurus foetidus. *I* Junge Pflanze. *II* Spitze einer Pflanze: Chromatophor der endständigen Zelle schon längs geteilt. *III* Verzweigung. (*I* u. *II* nach Klebs, *III* nach Berthold.)

Eine besondere Hervorhebung verdient hier die Gattung Hydrurus, eine Alge, die in Gestalt reich verzweigter, unter Umständen mehrere m langer Gallertstränge in Süfswasserbächen und Flüssen nicht selten vorkommt. Es liegt hier eine hochentwickelte Kolonie brauner Flagellaten vor, wie sich schon daraus schliefsen läfst, dafs jede Zelle 5—6 pulsierende Vakuolen hat, wie sie sonst nur schwärmenden Zellen zukommen. Die einzelnen Energiden sind einer gallertigen Substanz eingebettet, und zwar ist schon bei der Keimung der Fortpflanzungszellen die Schleimabsonderung in dem dem Substrate zugewandten Teile eine stärkere, es bildet sich hier also ein Haftorgan aus (Fig. 6, *I*). Die Energiden der Kolonie verhalten sich ursprünglich alle gleich, alle können auch zu Ästen auswachsen, so dafs also eine ganz regellose Verzweigung eintritt (Fig. 6, *III*). Aber zwischen den Ästen und dem Hauptstamm

[1]) Ganz ähnliche Verzweigungen finden sich bei den Kolonieen des sonderbaren Spaltpilzes Nevskya ramosa. (Vgl. Famintzin, Mélanges biolog. Acad. de St. Pétersbourg t. XIII liv. 2.) Über die interessanten Koloniebildungen bei Myxobakterien s. Thaxter, Myxobacteria. Botanical gazette 1892. Es scheint hier eine Arbeitsteilung vorzukommen, indem nicht alle Zellen der Kolonie gleich entwicklungsfähig sind.

besteht eine Verschiedenheit. Nur die Energiden der Äste können zu Fortpflanzungszellen werden[1]). Der Hauptstamm dient offenbar nur noch als mechanische Grundlage des Ganzen, er geht später zu Grunde. Die Entwickelungsfähigkeit der an seiner Basis gelegenen Energiden ist offenbar dadurch gestört worden, dafs der Hauptstamm mechanisch ganz anders beansprucht wird, als die Seitenzweige, was um so weniger auffallen wird, wenn man bedenkt, dafs Hydrurus in rasch fliefsendem Wasser zu wachsen pflegt, seine Energiden haben ihre Eigenschaften durch die andere Inanspruchnahme geändert.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 7. *A* Ulothrix zonata, Keimpflanze; *r* Haftorgan, welches chlorophyllarm ist oder den Chlorophyllgehalt ganz verliert. (Lehrb.)

Fig. 8. Keimpflanze von Ulva Lactuca. An der Basis haben sich Haftorgane gebildet. (Lehrb.)

Ferner ist auch das Wachstum der Äste bemerkenswert. Am Scheitel ist die Gallerte dünner, und hier liegt eine Energide, die sich (nach Klebs) durch eine Längswand teilt. Dann findet eine Verschiebung statt, indem eine Energide wieder an den Scheitel rückt. Obwohl die einzelnen Energiden einander im wesentlichen gleich sind, zeigt also immerhin der Scheitel einen anderen Bau, als die hinter ihm liegenden Teile. Es ist wenigstens eine Annäherung an das Vorhandensein eines Vegetationspunktes gegeben. Wahrscheinlich sind auch die Fäden vieler Fadenalgen (Oedogoniaceen, Confervaceen u. a.) nichts anderes als Kolonieen von zeitweilig mit einer Membran umgebenen Schwärmsporen. Die basalen Zellen dieser Fäden, welche zu Haftorganen ausgewachsen sind, verhalten sich vielfach ähnlich wie der basale Teil des Hydrurus-Hauptstammes, d. h. sie haben ihre Entwicklungsfähigkeit ein-

[1]) Vgl. Klebs, Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LV Heft 2 u. 3, daselbst weitere Litteratur.

gebüfst. So stirbt z. B. bei Ulothrix zonata (Fig. 7 *A*) (deren Zellen sonst alle gleichmäfsig sich teilen) in der basalen Zelle das Protoplasma nicht selten ab, so dafs hier die Teilungen aufhören. Der Grund dieser Erscheinung dürfte derselbe sein, der oben für Hydrurus geltend zu machen gesucht wurde.

Die angeführten Bespiele zeigen uns, dafs, ausgehend von Kolonieen gleichartiger Zellen resp. Energiden, die alle sich weiter entwickeln können, nach verschiedenen Richtungen hin gewissermafsen der Versuch gemacht wird, zu höherer Gliederung zu gelangen, wie sie sich in der Arbeitsteilung zwischen den Koloniebewohnern ausspricht. Das Wort Arbeitsteilung erklärt natürlich noch gar nichts, es ist lediglich ein zusammenfassender Ausdruck für die Thatsachen. Bedingt wird die Arbeitsteilung und die damit verbundene Verschiedenheit einmal durch die gegenseitige Beeinflussung der Energiden einer Kolonie, sodann durch ihre verschiedenen Beziehungen zu äusseren Faktoren. Vielfach werden Energiden schon durch ihre Lage in der Kolonie von anderen Energiden beeinflufst (z. B. Pediastrum, Polysphondylium, auch Volvox), und dadurch in ihrer Gestalt und Funktion bestimmt, sie werden ferner auch durch diese Lage von äufseren Faktoren anders beeinflufst, werden auf äufsere Reize anders reagieren als die anderen Energiden, wie dies für Hydrurus u. a. hervorgehoben wurde.

Eine weitergehende Arbeitsteilung aber ist nur bei verzweigten Vegetationskörpern zu erwarten. Verzweigung kommt, wie wir sahen, schon bei Kolonieen vor. Sie wird aber eine geregelte, erst beim Vorhandensein eines Vegetationspunktes, der Besitz eines solchen ist charakteristisch für die Zellenstaaten und damit für die „typischen" Pflanzen überhaupt.

II. Zellenstaaten mit Vegetationspunkten.

Die sonderbare Bezeichnung Vegetationspunkt rührt her von dem Begründer der Entwicklungsgeschichte, K. Fr. Wolff[1]), welcher gegenüber den zu seiner Zeit herrschenden Spekulationen der Evolutionstheorie die Entstehung der Organe, ihre „generatio", durch Beobachtung zu ermitteln suchte, wobei er zu dem Schlusse kam, dafs bei der Entwicklung eine wirkliche Neubildung von Teilen stattfindet, eine Neuanlage von Organen an dem ursprünglich ungegliederten Keime. Dies Resultat ergab sich schon aus seinen Untersuchungen über die Entwicklung des Blattes, welche er an der Bohne verfolgte, und der Blüte. Er erkennt, dafs das Vorhandensein von Blattanlagen in der Knospe, auf welche die Evolutionslehre sich stützte, denn doch nur ein eng begrenztes ist. Untersucht man nämlich eine Knospe genauer: „donec tandem hoc modo introrsum et deorsum simul penetrando ad substantiam plantae interiorem pervenias, humidam, succis gravidam et nulla amplius folia tenentem", so gelangt man damit an die „extremitas axeos trunci", in der noch keine Gewebedifferenzierung vorhanden ist. Diese Endigung der Stamm- oder Zweigachse nennt er Vegetationspunkt, und an ihm entspringen Blattanlagen und Seitenzweige als „propulsiones trunci". Damit war eine der fundamentalen Thatsachen in der Entwicklung der Pflanze klargelegt, die, dafs im Gegensatz gegen die höheren Tiere der Pflanzenkörper Stellen besitzt, wo nach der Bezeichnung von Sachs noch „embryonales" Gewebe vorhanden ist, das neue Zellen und neue Organe liefert. Die letzteren entstehen gewöhnlich so, dafs die jüngsten dem Vegetationspunkt am nächsten sind — in progressiver Reihenfolge. Die Betrachtung

[1]) Kaspar Friedrich Wolff, Theoria generationis.

niederer Pflanzen zeigt in dieser Beziehung weniger konstante Verhältnisse, auch der Besitz eines von den übrigen Teilen verschiedenen Vegetationspunktes ist nur ein Specialfall der möglichen Konstruktionen des Pflanzenkörpers, allerdings der verbreitetste. Wir haben schon bei Hydrurus eine Andeutung eines Vegetationspunktes getroffen. Zu einem wirklichen Vegetationspunkte aber gehört, dafs die an ihm liegenden Zellen sich anders verhalten, als die weiter rückwärts befindlichen, und dafs die Anlegung der seitlichen Bildungen in ganz bestimmter, vom Vegetationspunkt aus geregelter Reihenfolge geschieht. Innerhalb der Arten der Gattung Cladophora läfst sich in dieser Hinsicht ein Fortschritt verfolgen; es ist dies eine sehr verbreitete, aus verzweigten Zellreihen bestehende Fadenalge. Dafs die einzelnen Zellen polyergid sind, ist für unsere Betrachtung nicht von Belang.

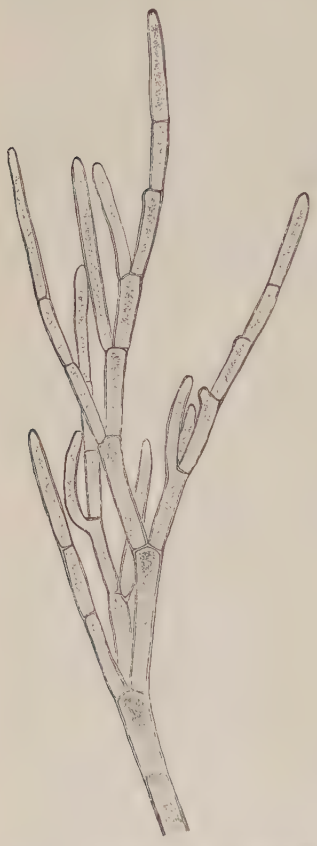


Fig. 9. Cladophora glomerata. Stück des Thallus. Die Verzweigung findet in regelmäfsig gegen die Spitze der Fäden hin fortschreitender (progressiver) Reihenfolge statt. (Lehrb.)

Bei Cladophora fracta[1]) findet die Zellvermehrung zunächst durch Teilung der an der Spitze gelegenen Zelle (Scheitelzelle) statt, und die Äste (welche ebenso ausgebildet sind, wie die Hauptachse) entstehen an den von der Spitzenzelle abgegliederten Zellen in progressiver Reihenfolge. Später aber treten auch an den Gliederzellen Teilungen auf, und es bilden sich aus den neuentstandenen Zellen Äste, die zwischen die alten eingeschaltet sind. Denken wir uns diese interkalare Astbildung unterbleibend, wie dies bei anderen Cladophoraarten, z. B. Cladophora prolifera, der Fall ist (vergl. auch Fig. 9), so erhalten wir das Schema der Bildung seitlicher Organe, welches bei den Pflanzen am meisten verbreitet ist, d. h. das der progressiven Entstehung von Neubildungen.

Mit der Verzweigung ist, wie schon bei Hydrurus hervorgehoben wurde, vielfach eine verschiedene Ausbildung von Hauptachse und Seitenzweigen verbunden. Ganz wie dort hat die Hauptachse einmal eine andere mechanische Funktion als die Seitenachsen, und sodann steht sie zu diesen in bestimmten Stoffwechselbeziehungen, sie erhält von den Seitenachsen Stoffe und umgekehrt. Wo die Seitenachsen dicht gedrängt eine Hauptachse umschliefsen, werden sie diese für die Assimilationsarbeit weniger geeignet machen, weil die Seitenachsen jetzt das Licht wegnehmen. So kann es denn nicht befremden, wenn wir auch hier Verschiedenheiten von Haupt- und Seitenachsen antreffen, wenn z. B. bei Algen, die wie Draparnaldia und Chaetophora reich verzweigt sind, die Zellen des Hauptstammes bei einem gewissen Alter der Pflanze, wo

[1]) Vgl. Berthold, Untersuchungen über die Verzweigung von Süfswasseralgen. Nova acta acad. Leop. Carol. Bd. XV 1878.

die Zellen der Seitenachsen noch ungestört weiter wachsen, schon unfähig sind, sich zu teilen, Schwärmsporen zu erzeugen oder in umfassender Weise zu assimilieren. Dieselbe Erscheinung kann sich natürlich zwischen den Seitenachsen wiederholen, es wird, wie Herbert Spencer (a. a. O. I § 214) sehr gut ausgeführt hat, besonders mit der Vergrößerung des Vegetationskörpers ein Ungleichwerden seiner Glieder Hand in Hand gehen, namentlich eine Verschiedenheit von Hauptachsen und Seitenachsen.

Aufserdem läfst sich bei Algen nicht selten beobachten, dafs die Zelle, welche einen Ast bildet, im Wachstum zeitweilig oder dauernd gegenüber den anderen zurückbleibt. Geschieht dies regelmäfsig, so wird dadurch die Hauptachse selbst eine Gliederung erfahren, die Stellen derselben, wo seitliche Organe entspringen, die Knoten, verhalten sich anders als die Internodien, und diese Verschiedenheit ist bei manchen (wie den Charen) eine ungemein scharfe (Fig. 10). Entstanden sein dürfte sie dadurch, dafs die Bildung eines seitlichen Organes ursprünglich direkt eine Hemmung der betreffenden Zone der Hauptachse herbeiführte.

Wir haben dann also erreicht eine Pflanze mit Vegetationspunkt und regelmäfsiger Ausgliederung seitlicher Organe; wir haben ferner gesehen, wie vielfach schon durch die Thatsache der Verzweigung eine mehr oder minder ausgeprägte Verschiedenheit zwischen Hauptachse und Seitenachsen herbeigeführt wird, und haben nun die verschiedene Ausbildung der Seitenachsen selbst zu prüfen.

Eine ungemein häufige Erscheinung ist es, dafs die Seitenachsen sich in Langtriebe und Kurztriebe trennen. Die äufsere Verschiedenheit beider liegt darin, dafs die Kurztriebe begrenztes, die Langtriebe unbegrenztes Wachstum haben, erstere erscheinen als Hemmungsbildungen der letzteren. Mit dieser äufseren Verschiedenheit geht aber auch eine solche der Funktion Hand in Hand: die Langtriebe ermöglichen die eigentliche Verzweigung, die Kurztriebe sind meist Assimilationsorgane. So sind bei Chara z. B. die wirtelförmig gestellten „Blätter" nichts anderes als Kurztriebe, welche gegenüber den Langtrieben auch etwas einfacheren Bau aufweisen. Dieselbe Verschiedenheit kehrt übrigens bei höheren Pflanzen wieder, es genüge, an die bekannten Gestaltungsverhältnisse der Pinusarten, mancher Kakteen u. a. zu erinnern.

Fig. 10. Chara fragilis, Sprofsstück. Die wirtelig gestellten Blätter, welche die Geschlechtsorgane tragen, sind Kurztrieben (Lehrb.)

Wie bei diesen Pflanzen sind auch bei den niederen Kurztriebe und Langtriebe ursprünglich nur quantitativ, nicht qualitativ verschieden; dieselbe Seitenachse, die unter günstigen Vegetationsbedingungen zu einem Langtriebe geworden wäre, wird unter ungünstigen zu einem Kurztrieb. In den Fällen, in denen Langtriebe und Kurztriebe schärfer getrennt sind, ist auch der Ort ihrer Entstehung ein verschiedener, auch die Verschiedenheit der Struktur nimmt zu.

Dafür seien einige Beispiele angeführt. Einen lehrreichen Fall für die verschiedenartige Abstufung der einzelnen Organe bieten unter den

Phaephyceen die Sphacelarien[1]) von denen aber nur einzelne Beispiele hervorgehoben werden sollen, wir wollen uns dabei auf die Astbildung beschränken.

Die Gattung Sphacelaria selbst besteht aus Achsen, die aus mehreren Zellreihen aufgebaut sind. Sie verzweigen sich, indem sie seitlich entspringende Äste hervorbringen, die bei manchen Arten sich gleich verhalten, bei andern in Kurz- oder Langtriebe gegliedert sind. Aufserdem besitzen sie „Haare", d. h. Auszweigungen begrenzten Wachstums, die einfache, plasmaarme Zellreihen bleiben und auch anders angelegt werden, als die gewöhnlichen Zweige, nämlich sehr nahe am Scheitel, so dafs bei ihrer Entstehung die Scheitelzelle seitlich abgelenkt wird. Bei Halopteris filicina (Fig. 11 und 12) fehlen die „Haare". Der reichverzweigte Thallus besteht lediglich aus Langtrieben und

Fig. 11. Halopteris filicina. Sprofssystem, schwach vergröfsert (nach einer Mikrophotographie). Man erkennt an den Sprofsendungen die Scheitelzelle als dunklen Fleck.

Kurztrieben verschiedener Ordnung. Sie werden alle in gleicher Weise angelegt, und zwar, wie Fig. 12 zeigt, sehr nahe am Scheitel. Jeder Sprofs endigt mit einer Scheitelzelle und ist gewöhnlich zweizeilig verzweigt, so dafs ein fiederiges Gesamtverzweigungssystem zu stande kommt. Dabei unterscheiden sich die Zweige verschiedener Ordnung schon dadurch, dafs die Scheitelzelle um so kleiner wird, je höher die Verzweigungsordnung ist, und um so früher stellt der betreffende Sprofs dann auch sein Wachstum ein und geht in den

[1]) Vgl. Geyler, Zur Kenntnis der Sphacelarien (Jahrb. f. wiss. Botanik IV S. 479); Pringsheim, Über den Gang der morphologischen Differenzierung in der Sphacelarienreihe (Gesammelte Abhandlungen I. Bd.); Magnus, Zur Morphologie der Sphacelarien (Festschr. zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin 1897); Reinke, Beiträge zur vergl. Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen (Biblioth. botanica Heft 23).

Dauerzustand über[1]). Während bei der Achse 1. Ordnung in Fig. 12 die sämtlichen Zellen wiederholt durch Längswände geteilt sind, unterbleibt bei den Achsen höherer Ordnung diese Gliederung mehr und mehr, und manche bleiben einfache Zellreihen, sie stellen den anderen gegenüber Hemmungsbildungen dar, wobei die Hemmung auf verschiedenen Stadien der Entwicklung eintreten kann. Zugleich geht aus der Fig. 12 weiter hervor, dafs bei allen Seitensprossen der erste Zweig dem Muttersprofs zugekehrt ist, und dafs die beiden ersten Seitenzweige immer auf einer Seite stehen — eine Anordnung, die ermöglicht, dafs die Sprosse alle Platz haben, ohne sich zu decken; es kommt eine Deckung zwar auch sonst gelegentlich vor, aber wenn die Äste gleich anfangs regelmäfsig zweizeilig stünden, müfste hier ständig eine Deckung eintreten.

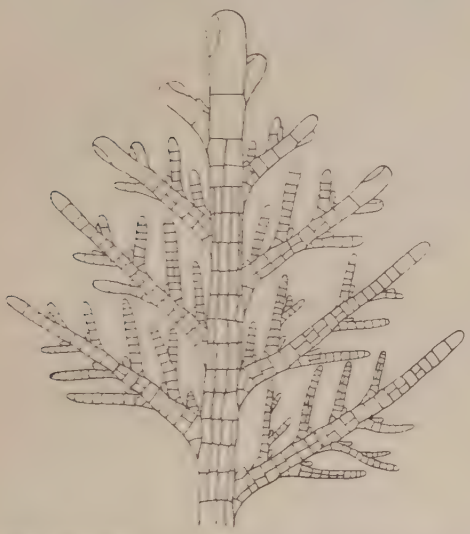


Fig. 12. Halopteris filicina. Ende eines Langtriebes. Von der grofsen Scheitelzelle werden durch uhrglasförmig gebogene Wände Segmente herausgeschnitten, die zu Ästen erster Ordnung auswachsen; diese verzweigen sich ihrerseits in derselben Weise. Die Seitensprosse höherer Ordnung entwickeln sich aber immer weniger kräftig.

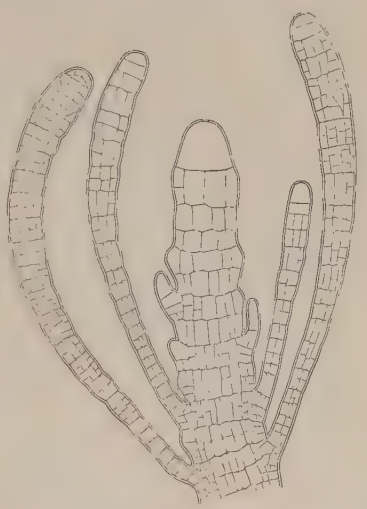


Fig. 13. Cladostephus verticillatus (nach Pringsheim). Längsschnitt durch einen Langtrieb mit Kurztrieben. Die Kurztriebe sind begrenzten Wachstums; ihre Scheitelzelle verwandelt sich durch Teilungen in einen Zellkörper.

Die untersten Äste sind oft in ihrer Entwicklung gehemmt. Die Verschiedenheiten zwischen Kurztrieben und Langtrieben sind hier also nur quantitativ, nicht qualitativ. Eine höhere Gliederung — die sich aber von der von Halopteris nicht phylogenetisch ableiten läfst — zeigt Cladostephus, der auch eine höhere anatomische Ausbildung besitzt. Es sind hier folgende Glieder vorhanden:

---

[1]) Ganz ähnliche Verschiedenheiten finden sich auch bei den Sprofssystemen höherer Pflanzen. Bei der Tanne z. B. sind die Vegetationspunkte der verschiedenen Sprofsformen verschieden. Die Knospe des Hauptstammes zeichnet sich aus durch kurze, gedrungene Form, massige Anlage etc. und unterscheidet sich dadurch von den Langtriebknospen und Kurztriebknospen; Kurztriebknospen können aber zur Ausbildung als Langtriebe veranlafst werden und Langtriebe zu Hauptsprossen werden. Vgl. betr. der Gestalt der verschiedenen Vegetationspunkte: Busse, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Jahresperiode der Weifstanne. Flora 77. Bd. Jahrg. 1893 S. 113 ff.

1. Langtriebe. Neue Langtriebe entstehen durch eine eigentümliche Gabelung des Scheitels.

2. Kurztriebe, die wirtelig gestellt aus den ältesten Rindenzellen des Stengels hervorgehen. Sie werden von PRINGSHEIM als „Blätter“ bezeichnet und werden also von Anfang an anders angelegt als die Langtriebe (vergl. Fig. 13).

3. Die „Fruchtblätter“, d. h. Kurztriebe, welche die Fortpflanzungsorgane tragen. Sie stimmen im allgemeinen mit den Blättern überein, unterscheiden sich aber von ihnen durch eine einfachere anatomische Ausbildung

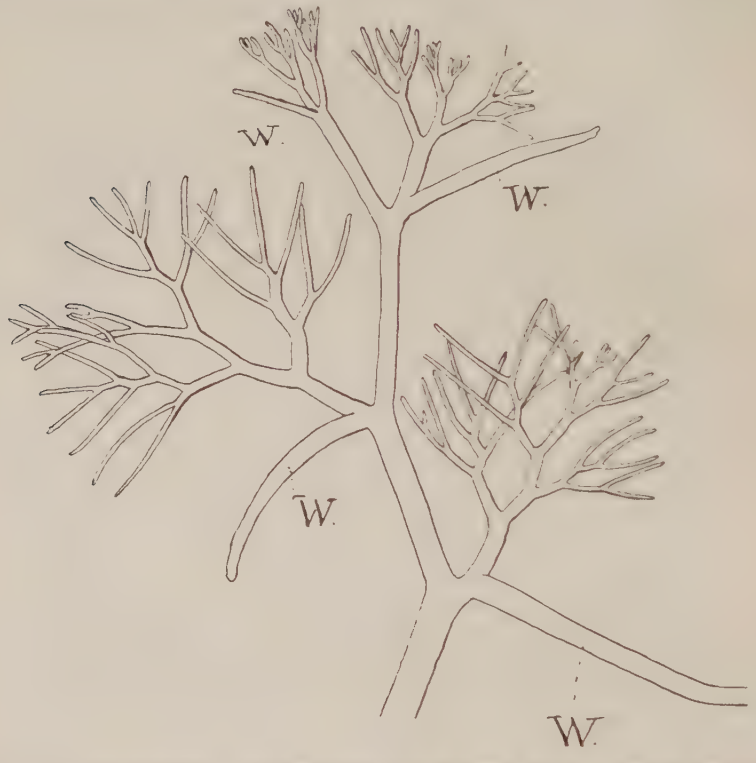


Fig. 14. Bostrychia Moriziana. Habitusbild eines Sprosses (vergr.). Die Sprofsachse trägt als Assimilationsorgane funktionierende verzweigte Kurztriebe und solche, die, unverzweigt bleibend, sich zum Substrate wenden und die Pflanze an demselben befestigen (*W*).

und durch ihre Stellung, sie bilden sich nämlich am Ende der Vegetationsperiode in regelloser Stellung an den alten Stengelgliedern.

4. „Haare“, Zellreihen, die an den Blättern sich ausbilden.

5. Adventivsprosse, ausgehend von den Centralzellen der Achse. — Von den Wurzelfäden kann hier abgesehen werden.

Charakteristisch ist hier also namentlich, dafs die verschiedenen Glieder hier schon ihrem Ursprung nach verschieden sind, was bei Halopteris nicht der Fall ist.

Eine ganz analoge Gliederung in Langtriebe und Kurztriebe finden wir auch bei vielen Florideen, von denen einige Vertreter, die namentlich auch die Arbeitsteilung unter den Kurztrieben erläutern sollen, hier kurz geschildert

sein mögen. Ich wähle dazu zunächst einige an den Flufsmündungen Guianas auf Mangroven etc. wachsende Süfswasserflorideen[1]).

Bostrychia Moritziana ist eine Floridee, die fiederige Verzweigungssysteme trägt. Diejenigen Achsen, die als Träger der Verzweigungssysteme ausgebildet sind, haben einen komplizierteren Bau, als die Zweigendigungen. Während letztere Zellreihen sind, sind erstere Zellkörper. Aber auch die Hauptachse endigt in eine Zellreihe.

Die Fiederzweige haben ein begrenztes Wachstum, sie stellen Kurztriebe verschiedener Ordnung dar, die auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium stehen bleiben. Untersucht man die Verzweigung am Scheitel, so erscheint sie als eine gabelige. Indes ist sie in Wirklichkeit doch eine monopodiale, nur entsteht der Seitenzweig in der Scheitelzelle dadurch, dafs durch eine weit hinaufreichende Wand ein Stück abgeschnitten wird, das zum Zweig auswächst und sich zunächst ebenso kräftig entwickelt, als die Fortsetzung des Hauptsprosses, welche zur Seite gedrängt wird. Derselbe Vorgang wiederholt sich bei der Verzweigung der einzelnen Glieder, abgesehen von denen, die zur Bildung von Haft- oder Fortpflanzungsorganen bestimmt sind. Die Pflanzen sind an dem Substrate fest gewurzelt durch besondere, unverzweigt bleibende Thallusglieder, die an ihrem Scheitel die Haftorgane (gewöhnlich als Rhizoïden bezeichnet) hervorbringen. Diese in der Figur 14 mit *W* bezeichneten Zweige haben einen anderen Bau und eine andere Wachstumsrichtung, als die vegetativen Zweige, sie sind nämlich im fertigen Zustand bis zum Scheitel Zellkörper (angelegt werden auch sie als Zellreihen) und wenden sich dem Substrate zu, sie erscheinen früh schon auf der Unterseite der Zweige inseriert, der ganze Vegetationskörper gewinnt dadurch den Charakter eines dorsiventralen Sprofssystems, auf dessen Unterseite Wurzeln sich befinden. Diese stellen meist den basalen Ast eines der Assimilationskurztriebe dar. Übrigens ist zu bemerken, dafs die Verzweigungsebenen der Assimilationssprosse nicht immer zusammenfallen. Aufser dieser Sprofsumbildung kommt noch eine andere vor: einzelne, gleichfalls unverzweigt bleibende Sprosse werden zu keulenförmigen Zellkörpern (Stichidien), welche die Tetrasporen hervorbringen.

Von Interesse ist, dafs drei andere an demselben Standorte wachsende Pflanzen eine ganz ähnliche Organdifferenzierung zeigen. Haftsprosse, die ebenso wie die von Bostr. Moritziana entstehen, hat Bostrychia callipteris, bei Lomentaria impudica stehen sie auf der Unterseite der Verzweigungssyteme zwischen zwei Seitensprossen, die Haftsprosse sind hier nicht selten mit Auswüchsen versehen. Delesseria Leprieurii hat zwar keine Zweige zu Haftsprossen umgebildet, aber Rhizoïdenbüschel unmittelbar unter jeder (scheinbaren) Thallusgabelung. Diese leisten hier dieselben Dienste; sie fehlen bei den Sprossen, welche Tetrasporen tragen. In allen diesen Fällen entstehen die Haftorgane ohne Einwirkung eines äufseren Reizes. Bei Plocamium (Fig. 15) dagegen entscheidet offenbar die Berührung mit einem festen Körper darüber, ob die Spitze eines beliebigen Sprosses zum Haftorgan sich umbildet oder nicht, während bei den oben genannten drei Pflanzen von vornherein bestimmte Sprosse als solche angelegt werden.

Wir sehen hier also, dass schon auf dieser einfachen Stufe der Organbildung eine Gliederung zu stande kommen kann, welche Wurzel (bei Bostrychia Moritziana sind die abwärts wachsenden Zweige Wurzeln analog) und beblätterten Sprofs der höheren Pflanzen repräsentiert. Diese Ähnlichkeit wird

[1]) Vgl. Über einige Süfswasserflorideen aus Britisch Guiana. Flora 83. Bd. S. 436. 1897.

noch auffallender, wenn die Kurztriebe auch äufserlich blattähnlich ausgebildet sind. Polyzonia jungermannoïdes z. B. gleicht (Fig. 16), wie der Artnamen sagt, durchaus einem beblätterten Lebermoose, auch die Schiefstellung der Blätter stimmt mit der der Lebermoose überein. Dafs diese Blätter verbreiterte Kurztriebe sind, zeigt z. B. der Vergleich mit der in dieselbe Florideengruppe gehörigen

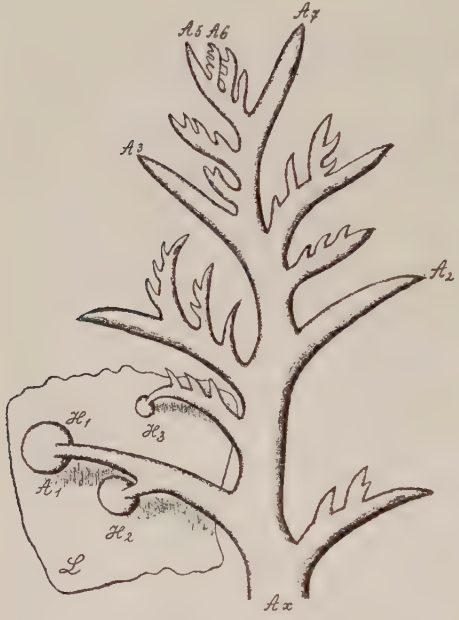


Fig. 15. Plocamium coccineum. Die Zweigspitzen haben sich bei H_1, H_2, H_3 zu Haftscheiben entwickelt.

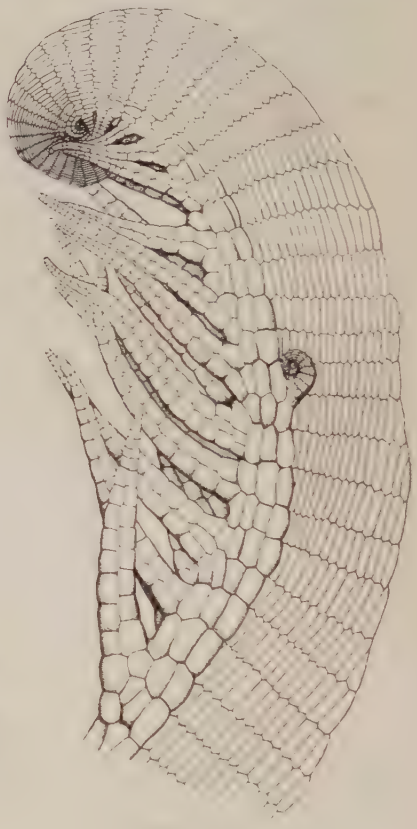


Fig. 16.

Fig. 16. Cliftonaea pectinata. Ende eines Sprosses. Die Kurztriebe, den Blättern von Polyzonia entsprechend, stehen der Unterseite genähert (links). Vergr.

Fig. 17. Habitusbild der Floridee Polyzonia jungermannoïdes (von oben, vorn von der Seite gesehen). Schwächer vergr. als Fig. 16.

Cliftonaea pectinata (Fig. 16), bei der in der Abbildung links zwei Reihen von Kurztrieben sichtbar sind.

Auch die bei höheren Pflanzen die Regel bildende axilläre Stellung der Seitensprosse finden wir schon bei Polyzonia. Die Seitensprosse entspringen an der Basis eines Blattes; eine ähnliche Beziehung zwischen Kurz- und Langtrieben findet auch bei anderen Florideen statt[1]).

[1]) Vgl. z. B. Kny, Über Axillarknospen bei Florideen. Berlin 1873.

§ 4.

Normale Organbildung am Vegetationspunkt und Regeneration.

Die Art und Weise der Organanlegung am Vegetationspunkt (einschliefslich der Verzweigung) bedarf hier keiner neuen zusammenfassenden Darstellung[1]). Es seien nur folgende Hauptpunkte hervorgehoben:

1. An Vegetationspunkten, die eine unbegrenzte Thätigkeit haben, entstehen die Anlagen gewöhnlich in progressiver Reihenfolge, mag der Vegetationspunkt nun terminal oder interkalar liegen, und zwar als seitliche Aussprossungen, exogen oder endogen. In manchen Fällen (monokotyle Embryonen, Lemnaceen) ist ein deutlich abgegrenzter Vegetationspunkt überhaupt nicht vorhanden (vergl. speciellen Teil).

2. In der Blütenregion wird der Vegetationspunkt von den zuletzt entstandenen Blattorganen oft ganz aufgebraucht, es findet also eine terminale Ausgliederung statt. Dasselbe ist der Fall bei den Antheridien und Archegonien vieler Moose etc.

3. Bei Sprofsachsen begrenzten Wachstums und Blattanlagen richtet sich die Reihenfolge des Auftretens der Organanlagen darnach, welcher Teil des Vegetationspunktes am längsten den embryonalen Charakter behält. Ist dies der basale Teil, so kann die Reihenfolge der Entwicklung nach unten hin fortschreiten (vgl. Fig. 18) oder wie bei manchen Blättern die Anlegung der Seitenblättchen, bei Placenten die der Samenanlagen von der Mitte aus nach zwei Seiten. Einschaltung neuer Organanlagen zwischen schon vorhandene findet bei höheren Pflanzen nur in der Blütenregion statt.

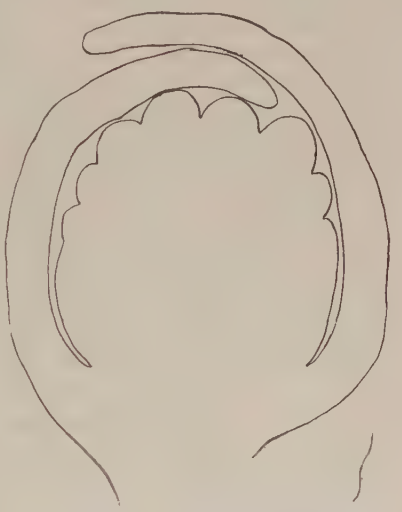


Fig. 18. Vallisneria (Lagarosiphon) alternifolia, Längsschnitt einer Inflorescenz; die Blüten werden in absteigender Reihenfolge angelegt.

4. Die Vegetationspunkte wirken als Anziehungscentren für Baustoffe, je nach ihrer Lage stärker oder schwächer. Wird z. B. der Vegetationspunkt eines Farnprothalliums verletzt oder weggeschnitten, so bilden sich zahlreiche „Adventivsprosse“ an dem Prothallium, die, so lange der Vegetationspunkt in Thätigkeit war, nicht auftreten konnten (vergl. Fig. 20). Bei einer Pflanze mit zahlreichen Vegetationspunkten entsteht so vielfach eine Art Wettbewerb der Vegetationspunkte, ein Verhalten, das bei den „Correlationen“ zu besprechen sein wird.

Die Organbildung an den Vegetationspunkten ist das normale Verhältnis. Die ausgewachsenen Zellen sind einer weiteren Entwicklung, nachdem sie einmal als Bausteine bestimmter Ausbildung dem Pflanzenkörper eingefügt sind, bei ungestörter Vegetation nicht fähig. Sie haben aber die Möglichkeit einer anderweitigen Entwicklung sehr vielfach

[1]) Vgl. das betr. Kapitel in meiner vergl. Entwicklungsgeschichte S. 177—200.

noch nicht verloren, sie bleibt nur gewöhnlich in latentem Zustand vorhanden und tritt nur dann hervor, wenn die gegenseitige Beeinflussung der Zellen aufgehoben wird. Dies ist der Fall bei den Erscheinungen, die man als Regeneration zusammenfassen kann. Ich vermeide dabei absichtlich den Ausdruck „Adventivbildungen", weil unter demselben sehr verschiedenartige Dinge verstanden werden. Wenn z. B. die Knospen, welche auf den Blättern mancher Farne (Asplenium bulbiferum und vieler anderer, ferner unter den Phanerogamen bei Bryophyllum calycinum) entstehen, ebenso wie die auf einem alten, abgeschnittenen Begoniablatte gebildeten als „adventive" bezeichnet werden, so ist dies eine unzweckmäfsige Nomenklatur. Denn im ersteren Falle entstehen die Sprosse schon in frühester Jugend des Blattes, so lange das Gewebe desselben noch ganz embryonale Beschaffenheit hat, sie stehen an bestimmten Orten und gehören durchaus in den normalen Entwicklungsgang der Pflanze. Die Bezeichnung dieser blattbürtigen Sprosse als adventive besagt nur, dafs sie bei den Blättern der meisten andern Pflanzen sich nicht finden. Im zweiten Falle werden die Knospen dagegen aus Zellen gebildet, die schon in den Dauerzustand übergegangen, denen schon bestimmte Eigenschaften aufgeprägt waren; nur die letztgenannten Gebilde kann man im strengeren Sinne des Wortes als „hinzugekommene", als adventive bezeichnen; bei den betreffenden Farnen aber gehört die Sprofsbildung auf den Blättern in den Kreis der normalen Organbildung, ebenso z. B. bei den Wurzeln der Podostemaceen, welche Sprosse in progressiver Reihenfolge ganz regelmäfsig hervorbringen.

Wenn wir die an abgetrennten Pflanzenteilen oder verletzten Pflanzen auftretende Neubildung von Organen als Regeneration bezeichnen, so bleiben hier die in der Anatomie zu behandelnden Erscheinungen der Callusbildung, Wundheilung u. s. w. aufser Betracht. Auf die auch bei der Regeneration vielfach beteiligten Correlationsverhältnisse wird im 5. Abschnitt näher eingegangen werden.

I. Regeneration des Vegetationspunktes.

Am leichtesten tritt offenbar die Regeneration von embryonalem Gewebe ein, wobei von Interesse ist, dafs sich dabei solche Teile des Vegetationspunktes bethätigen können, die bei höheren Pflanzen ihrer Lage nach schon im Begriff waren, sich zu bestimmten Gewebesystemen auszubilden. Nachdem Ciesielski zuerst beobachtet hatte, dafs an Wurzeln, deren Spitze abgeschnitten war, nach einigen Tagen eine neue Wurzelspitze auftritt, hat Prantl [1]) den Vorgang näher untersucht. Eine vollständige Neubildung der Wurzelspitze mit Beteiligung aller Gewebelagen findet dann statt, wenn der Schnitt etwa da geführt wird, wo die bogige Anordnung der Zellenreihen des Wurzelvegetationspunktes in die gerade übergeht. Es bildet sich eine Wucherung, ein aus embryonalem Gewebe bestehender „Callus", in welchem dann später ein neuer Wurzelvegetationspunkt an Stelle des alten auftritt, sodafs die neue Wurzelspitze ganz wie eine normale aussieht. Gelegentlich werden statt eines Scheitels auch zwei angelegt; es wäre von Interesse, wenn festgestellt werden könnte, unter welchen Bedingungen dies erfolgt. Wird der Schnitt weiter entfernt von der Wurzelspitze geführt, so tritt nicht

[1]) Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. (Arbeiten a. d. botan. Institut in Würzburg, herausgeg. von Sachs I. Bd.)

Ersatz der verlorenen Spitze, sondern Anlage einer oder mehrerer Wurzeln ein, hervorgegangen aus einer Gewebewucherung, welche der Leitbündelanlage entstammt. Bei noch entfernterem Schnitt zeigt sich überhaupt keine Neubildung mehr, was meiner Ansicht nach auch damit im Zusammenhang stehen dürfte, dafs an solchen Stellen schon die Anlagen von Nebenwurzeln vorhanden sind, von denen nun eine die Fortsetzung der Hauptwurzel übernimmt und die „Regeneration" an derselben unterdrückt. Wenn der neue Wurzelvegetationspunkt an Stelle des alten die Wurzel fortsetzt, so mufs er dies offenbar unter Einwirkung des stehengebliebenen Teiles gethan haben. — Auch wenn die Wurzeln längs gespalten werden, regenerieren sich die Hälften, falls ihnen einen Teil der Scheitelregion zugefallen ist[1]).

Ganz ebenso verhalten sich z. B. Farnprothallien. Eine Regeneration des Vegetationspunktes erhält man, wenn man ein Polypodiaceenprothallium (von Herzform) der Länge nach spaltet, also einen Lappen entfernt, es bildet sich dann aus dem ergänzten Vegetationspunkt ein neuer Lappen aus, das Prothallium gewinnt in seinem vorderen Teile seine ursprüngliche Form wieder, während die älteren entfernten Teile nie mehr nachwachsen. Dafs derartige abgetrennte Teile nicht mehr nachwachsen, im Gegensatz zu dem Verhalten vieler, namentlich niederer, Tiere hängt offenbar mit dem Vorhandensein der Vegetationspunkte bei den Pflanzen zusammen. Da an diesen neue Organe ohnedies entstehen, so hätte z. B. die Ergänzung eines abgeschnittenen Blattteils keinen Nutzen, während bei Tieren, die keinen Vegetationspunkt besitzen, der Verlust eines Organs ein dauernder Nachteil ist, falls nicht das entfernte Organ regeneriert werden kann.

II. Neubildung von Organen.

Diesen Fällen schliefsen sich die unmittelbar an, in denen nicht, wie in den eben angeführten, eine Wiederherstellung des Verlorenen, sondern ein Ersatz durch neugebildete Teile eintritt, der Verlust wirkt offenbar als Reiz. Ein Beispiel wurde schon oben für die Wurzeln angeführt, bei denen der Schnitt zu viel von der Wurzelspitze entfernte, als dafs Regeneration des Vegetationspunktes hätte eintreten können; es bilden sich dann an der Schnittfläche Ersatzwurzeln aus. Ebenso ist es bei Erbsen-Keimpflanzen[2]), denen Wurzel und hypokotyles Glied unterhalb der Ansatzstelle der Kotyledonen abgeschnitten wurden; es bildet sich dann ein Callus, aus dem Wurzeln bald in Einzahl, bald in Mehrzahl entstehen, wobei nicht selten Mifsbildungen durch „Verwachsung" von zwei oder mehr Wurzeln entstehen. Wenn der Sprofs einer derartigen Keimpflanze abgeschnitten wird, so bildet sich an der Wundfläche in manchen Fällen nur ein Callus, in anderen entstehen aus demselben auch 1—2 Sprosse, und dasselbe hat man vielfach an abgeschnittenen Stämmen von Buchen, Pappeln u. s. w. zu beobachten Gelegenheit, bei denen aus dem Cambium ein Callus entsteht, aus dem eine ganze Anzahl von Sprossen hervorgehen.

Bei der Ergänzung abgeschnittener Pflanzenteile zu ganzen Pflanzen macht sich vielfach die Erscheinung geltend, die man als „Polarität"

---

[1]) Betreffs der anatomischen Verhältnisse vgl. Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova acta Acad. Leop. Carol. Bd. LXVI No. 5.

[2]) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich II S. 19.

bezeichnet hat[1]), eine Erscheinung, die natürlich schon an der unverletzten Pflanze vorhanden war und bei der Regeneration nur handgreiflicher hervortritt. Es kann auf diese Erscheinungen hier nur kurz hingewiesen werden.

An einem abgeschnittenen Sprofsstück entwickeln sich Wurzelanlagen vor allem am Wurzelpol (demjenigen Teile, welcher dem Vegetationspunkt des Sprofsstückes am fernsten liegt), Sprosse treiben am Sprofspol aus. Wurzeln verhalten sich, soweit sie überhaupt zur Regeneration befähigt sind, umgekehrt[2]), und Blätter zeigen keine Polarität: Die Neubildungen entstehen hier an der Blattbasis, bei manchen nur Wurzeln, bei andern auch Sprofsanlagen. werden doch nicht wenige Pflanzen, wie z. B. die Begonien, durch Blatt„stecklinge" vermehrt. Diese Thatsachen lassen sich am leichtesten unter einen allgemeinen Gesichtspunkt bringen, wenn wir mit Sachs annehmen, dafs die Stoffe, welche zur Bildung der verschiedenen Organe Verwendung finden, verschieden sind. Im normalen Pflanzenleben würden dann sprofsbildende Stoffe den Sprofsvegetationspunkten zufliefsen. wurzelbildende dem Wurzelsystem, und demzufolge müssen bei einer Unterbrechung der Strombahnen dann Wurzeln am Wurzelpol, Sprosse am Sprofspol auftreten, während bei den Blättern die Strömungsrichtung der Bildungsstoffe immer nur nach der Sprofsachse zugeht, und demgemäfs die Neubildungen an der Basis auftreten. Die Gärtner pflegen bei den auf feuchten Sand gelegten abgeschnittenen Begoniablättern die dickeren Blattrippen zu durchschneiden; es tritt dann oberhalb jedes Einschnittes eine Knospe auf. Der Einflufs von Schwerkraft und Licht auf die Regenerationserscheinungen wird im 5. Abschnitt zu besprechen sein. Hier sei zunächst noch ein Fall angeführt, der in besonders lehrreicher Weise eine Bestätigung der Anschauung ist, dafs der Ort der Neubildungen bei der Regeneration bestimmt wird zunächst durch die Richtung, in welcher in der unverletzten Pflanze die Wanderung der Baustoffe stattgefunden hat.

Manche monokotyle Pflanzen setzen nie oder doch nur sehr selten Samen an, weil die unter dem Boden liegenden vegetativen Fortpflanzungsorgane (Zwiebeln etc.) eine stärkere Anziehung auf die Baustoffe ausüben, als die befruchteten Samenanlagen (vgl. Abschnitt 5). So ist es z. B. bei Lilium candidum, Lachenalia u. a. An abgeschnittenen Blütenschäften von Lachenalia luteola[3]) bilden sich nahe der Basis zahlreiche Bulbillen aus, weil die Stoffwanderung nach der Basis ging. Bei Hyacinthus orientalis dagegen entstehen an abgeschnittenen Blütenschäften Bulbillen an der Spitze, hier reifen die Samen nämlich normal, zu den befruchteten Samenanlagen findet Stoffwanderung statt. Auf diese, nicht auf das begrenzte oder unbegrenzte Wachstum (wie Vöchting angenommen hatte), kommt es also an.

Auf dem eben kurz angedeuteten Verhalten beruht auch die Möglichkeit, Pflanzen durch Stecklinge künstlich zu vermehren. Die einzelnen Arten verhalten sich hierin verschieden, manche sind nicht im stande,

---

[1]) Vgl. Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich Bd. I u. II; Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ges. Abhandl. 2. Teil.

[2]) Ausnahmen von diesem Verhalten sind sicher vorhanden. Eine, die Knollen von Tladiantha dubia betreffend, wird unten zu erwähnen sein (in Abschnitt V, Schwerkraftwirkung).

[3]) H. Lindemuth, Über Bildung von Bulbillen am Blütenschafte von Lachenalia luteola Jacq. und Hyacinthus orientalis L. Ber. d. D. bot. Ges. 14. Bd. S. 247.

an abgeschnittenen Zweigen neue Wurzeln zu erzeugen, und selbst ein und dieselbe Pflanze kann sich in verschiedenen Altersstadien verschieden verhalten. Die Jugendformen der Cupressineen z. B. bewurzeln sich leicht, die Zweige der älteren Pflanzen schwer. In anderen Fällen — bei abgeschnittenen Blättern[1]) mancher Pflanzen — tritt dagegen zwar Wurzelbildung, aber keine Sprofsbildung ein. Wurzelbildung konnte ich auch an abgeschnittenen Blütenständen von Klugia Notoniana und anderen Gesneraceen erzielen, welche keinerlei vegetativen Organe besitzen (nur einige schmale Hochblätter); eine Weiterentwicklung derselben trat bis jetzt nicht ein.

Das Reproduktionsvermögen der verschiedenen Organe ist bei einigen Gruppen ein sehr geringes. Bei den Farnen z. B. ist kein Fall bekannt, dafs aus abgetrennten Blättern neue Pflanzen sich gebildet hätten (abgesehen von den „Stipulae" der Marattiaceen und den aposporen Farnen und andern abnormen Fällen), obwohl hier vielfach schon in den nicht abgetrennten Blättern Sprosse auftreten. Bei den Lycopodien ist nur bei den ersten Blättern der Keimpflanzen von L. inundatum das Auftreten von Adventivsprossen beobachtet, die späteren scheinen dazu nicht befähigt zu sein.

Ebenso verschieden ist das Verhalten der Wurzeln bei den Gefäfskryptogamen. Bei einigen derselben tritt Sprofsbildung schon an der unverletzten Wurzel auf (vgl. den speciellen Teil), und solche Wurzeln sind, auch wenn sie abgetrennt werden, besonders zur Regeneration geeignet. Interessant ist das Verhalten von Ophioglossum[2]). An der unverletzten Pflanze tritt an den Wurzeln, und zwar sehr nahe der Spitze, öfter Sprofsbildung auf, aber doch immer nur bei sehr wenigen Wurzeln einer Pflanze. Dagegen erhält man Sprofsbildung reichlicher, wenn man den Gipfel der Pflanze zerstört[3]), namentlich aber auch aus jeder einige cm langen abgeschnittenen Wurzelspitze, wobei also die Sprofsbildung nicht am Sprofspol, sondern am Wurzelpol selbst stattfindet, wo normal offenbar „sprofsbildende Substanz" entsteht, die aber an der unverletzten Pflanze dem Sprosse selbst zufliefst. Auch jedes andere Wurzelstück ist übrigens zur Regeneration geeignet.

Das Verhalten abgeschnittener Blätter ist bei der Regeneration besonders lehrreich, weil wir sehen, dafs es nicht unter allen Umständen dasselbe ist. Sachs hat hierauf für Begonia zuerst aufmerksam gemacht[4]). Wenn man Blätter von blühreifen Pflanzen nimmt, so bilden die an ihnen entstandenen Adventivsprosse sehr bald schon Blüten (vgl. Fig. 19), während diese, wenn Blätter noch nicht blühreifer Pflanzen benutzt werden, erst viel später entstehen. Ich habe diesen Versuch mit Achimenes wiederholt mit demselben Erfolg. Wenn man Blätter aus der Blütenregion nimmt, so entstehen Adventivsprosse, die früher zur Blütenbildung übergehen als die an Blättern aus der basalen Region der Pflanze entstandenen. Die ersteren bildeten meist nur 1—2 Blattpaare, die keine Blüten in der Achsel haben, die andern stets eine

[1]) Manche Pflanzen bilden auch ohne äufsere Eingriffe „Blattstecklinge". So entstehen Adventivsprosse an der Basis der abgefallenen Fiederblätter der Aroideengattung Zamioculcas und an den abgelösten unteren Blättern von Nasturtium lacustre.

[2]) Poirault, Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires. Ann. d. scienc. nat. botan. sér. VII t. XVIII p. 148 ff.

[3]) Ähnliche Correlationsverhältnisse sind offenbar auch sonst vorhanden, so z. B. bei Populus tremula; wenn ein Baum gefällt wird, bilden sich zahlreiche „Adventivsprosse" auf den Wurzeln aus.

[4]) Sachs, Physiologische Notizen I. Flora 1893.

gröfsere Zahl. Sachs schlofs aus seinen Versuchen, dafs die blütenbildenden Stoffe in den Blättern blühreifer Pflanzen schon enthalten waren. Man könnte auch sagen, dafs die Blätter blühreifer Pflanzen überhaupt ärmer an Baumaterial sein werden, dafs die von ihnen gebildeten Adventivsprosse demzufolge von vornherein „geschwächt" seien, und dafs erfahrungsgemäfs Blütenbildung durch Schwächung des vegetativen Wachstums begünstigt wird.

Ungemein grofs ist das Reproduktionsvermögen bei den Moosen; man kann wohl sagen, dafs bei Laub- und Lebermoosen fast jede Zelle des Vegetationskörpers und teilweise auch der Sporogonien, die überhaupt noch entwicklungsfähig ist, eine neue Pflanze ergeben kann. Dabei findet sich, dafs bei der Regeneration der Laubmoose stets nicht direkt eine neue Pflanze, sondern das auch bei der Sporenkeimung auftretende Jugendstadium auftritt, also Protonema sich bildet, an dem die Pflanzen dann entstehen[1]). Bei den Lebermoosen ist dies meist nicht der Fall. Auch bei den Formen, die bei der Sporenkeimung zunächst einen Keimschlauch bilden, entsteht auf abgeschnittenen Blättern u. s. w. meist zuerst ein Zellkörper und an diesem dann die Anlage einer neuen Pflanze[2]). Diese Verschiedenheit bedarf noch einer genaueren experimentellen Prüfung; ich glaube, dafs es möglich ist, die Blätter so zu beeinflussen, dafs bei der Regeneration dieselben Erscheinungen wie bei der Sporenkeimung auftreten.

Von Einzelheiten der Reproduktionserscheinungen bei Moosen möchte ich hier nur weniges anführen. Bei den Blättern der Lebermoose läfst sich eine Bevorzugung der Basis beim Auftreten der Adventivsprosse nicht beobachten. Die Adventivsprosse entstehen auf den abgeschnittenen Blättern oft in grofser Zahl. Die Verschiedenheit der Lebermoosblätter (betreffs des Ortes der Neubildungen) von denen der höheren Pflanzen (bei welchen die Neubildungen an der Basis auftreten) möchte ich darauf zurückführen, dafs in den nur aus einer Zellschicht bestehenden Lebermoosblättern beim Abschneiden Baustoffe, die, der Sprofsachse zufliefsend, beim abgeschnittenen Blatte dann an der Basis sich anhäufen, in so geringer Menge vorhanden sind, dafs sie zur Bildung von Adventivsprossen nicht ausreichen. Diese Stoffe müssen erst durch die Assimilationsthätigkeit des abgeschnittenen Blattes gebildet werden, und so unterbleibt denn auch die Regeneration im Dunkeln und in kohlensäurefreier Luft, weil in beiden Fällen eine Assimilation nicht möglich ist. Ein Grund zur Bevorzugung der Blattbasis fällt bei diesen erst im abgeschnittenen Blatt entstandenen Stoffen weg, während bei einem inhaltsreicheren, mit Mittelnerven u. s. w. versehenen Moosblatt ähnliche Verhältnisse wie bei phanerogamen Blättern eintreten können.

Unter den thallosen Formen ist das Verhalten von Marchantia besonders eingehend untersucht[3]). Bei einem durch Querschnitte aus dem Thallus herausgeschnittenen Stück bilden sich Adventivsprosse nur an der Spitze (dem dem Vegetationspunkte der unverletzten Pflanze zugekehrten Teile). Selbst kleine Fragmente des Thallus sind der Regenera-

---

[1]) So entsteht denn auch z. B. bei Sphagnum aus abgeschnittenen Sprofsstücken ein Protonemafaden, der bald in das für diese Gattung charakteristische Flächenprotonema übergeht; aus abgeschnittenen Sphagnumblättern habe ich Regeneration bis jetzt nicht erhalten.

[2]) Vgl. Schostakowitsch, Über Regeneration und Reproduktion bei Lebermoosen. Flora 179. Bd. (Ergänzungsbd. z. Jahrg. 1894). Goebel, Über Jugendformen von Pflanzen etc. Sitz.-Ber. der Kgl. Bayer. Akademie, math. physik. Klasse 1896.

[3]) Vöchting, Über die Regeneration der Marchantien. Pringsh. Jahrb.

tion noch fähig. Mit steigendem Alter nimmt aber der Gegensatz von Spitze und Basis ab. Wenn man ganz alte Thallusstücke zur Regeneration benützt, so kommen auch an der Basis gelegentlich Adventivsprosse zum Vorschein. Die von der Laubfläche getrennten Stiele der Inflorescenzen liefsen dagegen adventive Sprosse an der Basis entstehen, ebenso die Wände der Brutknospenbecher. Vöchting führt dies auf das begrenzte resp. unbegrenzte Wachstum der betreffenden Organe zurück, was ich für ein durchaus äufserliches Moment halte (auf seine theoretischen Vorstellungen einzugehen, halte ich für überflüssig), es kommt vielmehr auf die Richtung der Stoffbewegung einerseits, den Wund-

Fig. 19. Achimenes Haageana (Gartenbastard). Ein Blatt einer blühreifen Pflanze wurde als Blattsteckling verwendet. An dem basalen Ende des abgeschnittenen Blattstiels hat sich ein Adventivsprofs entwickelt, der sofort zur Blütenbildung geschritten ist.

reiz andererseits an. Gerade die Lebermoosblätter zeigen nach dem Obigen ein lehrreiches Verhalten. Dafs an dem Inflorescenzstiel von Marchantia die Adventivsprosse an der Basis auftreten, mag damit zusammenhängen, dafs er sich an der Basis am längsten streckt, und demzufolge hierher auch von oben Baustoffe strömen. Übrigens tritt die Polarität bei anderen thallosen Lebermoosen nicht oder nicht in demselben Mafse wie bei Marchantia hervor. (Vgl. Schostakowitsch a. a. O.) Namentlich aber spricht für die hier entwickelte Anschauung auch die Thatsache, dafs bei alten Thallusstücken von Marchantia die Polarität verwischt wird. Die anziehende Wirkung der Vegetationspunkte ist nämlich vielfach eine begrenzte, sie kann sich nur auf eine gewisse Strecke

ausdehnen. Bei jungen Prothallien von Osmunda finden sich keine Adventivsprosse. Alte, langgewordene bilden solche an ihrer Basis, die von dem Vegetationspunkt nicht mehr beeinflufst wird. Aus den hinteren, alten Teilen eines Marchantiathallus wird also eine Stoffbeweguug nach dem Vegetationspunkt hin nicht oder doch nur in untergeordnetem Mafse eintreten, was zum Verhalten bei der Regeneration stimmt.

Fig. 20. Prothallien von Osmunda regalis (natürl. Gröfse). An dem rechts liegenden haben sich an der Basis zahlreiche „Adventivsprosse" gebildet.

Bei Pilzen sind namentlich durch Brefeld[1]) eine Anzahl hierher gehöriger Vorgänge bekannt geworden.

Aus einer Zygospore von Mucor Mucedo keimt gewöhnlich nur e i n Keimschlauch, der bei der Keimung an der Luft mit einem Sporangium endigt. Wird dieser Schlauch in seiner Entwicklung vor der Sporenentwicklung gestört, so entwickelt sich aus der Zygospore ein zweiter, und wenn man ihn in Wasser untertaucht, ein dritter, wobei natürlich durch den Substanzverlust immer kleinere Sporangien gebildet werden. Ebenso können die normal unverzweigten Fruchtträger durch Störung zur Verzweigung veranlafst werden. So wenn die in Streckung befindlichen Fruchtträger mit einer Glasscheibe bedeckt werden, durch parasitische Pilze und andere das Wachstum ungünstig beeinflussende Faktoren.

Die Sklerotien von Coprinus stercorarius haben eine aus festem, dichtem Gewebe bestehende schwarze Rinde. Schält man diese ab, so bildet sich eine neue, und der Vorgang läfst sich bei gröfseren Sklerotien oft wiederholen, er erinnert an die Bildung des Wundkorkes bei höheren Pflanzen. Aus den Sklerotien entwickeln sich eine gröfsere Anzahl von Fruchtkörpern („Hüten"), von denen aber bald einer die andern unterdrückt, wenn man sie alle entfernt, entstehen neue. Schneidet man den Hut eines Fruchtkörpers ab, so sprofst aus der Schnittfläche nicht etwa ein neuer Hut hervor, sondern es wachsen Hyphen hervor, die sofort zur Bildung eines Fruchtkörpers übergehen. Aus abgeschnittenen Stücken von Fruchtkörpern wächst Mycel aus, wenn sie in Nährlösung gebracht werden, selbst schon angelegte Basidien können wieder zu Mycelfäden auswachsen. Aus dem Angeführten geht hervor, dafs die Pilze sich im wesentlichen betreffs der Regeneration ähnlich verhalten, wie die höheren Pflanzen; entfernte Teile werden nur aus „embryonalen" Pilzteilen ergänzt (zu diesen gehören Sporen, Sklerotien etc., Gebilde, in denen der Inhalt wesentlich aus „Keimplasma" besteht), ältere, schon differenzierte Teile kehren wie bei den höheren Pflanzen erst wieder auf das „embryonale" Stadium zurück, indem sie zu Hyphen auswachsen, von denen aus dann erst eine weitere Organbildung eintreten kann. Ebensowenig wie eine abgeschnittene Blüte oder ein Blattstück wird aber ein abgeschnittener Hut eines Pilzfruchtkörpers oder ein Mucorsporangium direkt regeneriert, immer wird erst wieder ein vegetatives Hyphenstadium eingeschaltet. Dass die Bildung neuer Fruchtkörper nach Entfernung des „Hutes" eines Fruchtkörpers rascher vor sich geht, als unter anderen Umständen, erinnert an die für Begonia

[1]) Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie.

und Achimenes angeführte Erscheinung und zeigt, dafs es bei der Regeneration auch ankommt auf die „Disposition", die dem betreffenden Pflanzenteile aufgeprägt worden ist.

Zu derartigen Erwägungen führt auch das Verhalten der abgeschnittenen Blätter von Moosen. Während Blätter nicht fruktifizierender Pflanzen leicht und rasch neue Pflanzen produzieren (und zwar entstehen diese aus dem aus den Blättern gebildeten Protonema rascher als an dem aus der Sporenkeimung entstandenen), geschieht dies nach meinen Erfahrungen bei fruktifizierenden Pflanzen nicht oder nur nach längerer Zeit, offenbar weil alle vom Blatte gebildeten Baustoffe dem Sporogon zugeflossen sind, und vielleicht auch der Plasmakörper der Zellen schon eine, zunächst noch nicht wahrnehmbare Veränderung erfahren hat.

Die von der Pflanze abgetrennten, zu Stecklingen verwendeten Sprosse behalten im allgemeinen die Eigenschaften bei, die sie besafsen. Wenn man nun bedenkt, dafs bei einer Tanne oder Fichte ein plagiotroper dorsiventraler Seitensprofs nach Entfernung des Hauptsprosses sich aufrichten, und dabei radiär werden kann, so sollte man erwarten, ein solcher aus dem Sprofssystem losgelöster, vertikal eingepflanzter und bewurzelter Seitensprofs müsse sich ebenso verhalten. Dabei ist aber zu beachten, dafs beim Steckling ganz andere Ernährungsverhältnisse obwalten, als bei dem Seitensprofs, dessen Hauptsprofs entfernt ist. Diesem steht das ganze Wurzelsystem der Pflanze zur Verfügung, und alle in derselben vorhandenen Nährmaterialien, er wird zum Hauptsprofs durch kräftigere Ernährung. Die Bewurzelung der Stecklinge von Coniferen z. B. ist aber meist eine relativ schwache und demgemäfs auch die Ernährung. Diese kann die dem Zweige einmal aufgedrängte Eigentümlichkeit (Disposition) nicht überwinden. Damit wird es wohl zusammenhängen, dafs Aststecklinge von Tannen nur schwer Hauptachsen bilden. Ich habe die blattähnlichen, zweizeilig beblätterten Äste von Phyllanthus lathyroïdes als Stecklinge zum Mehrfachen der Länge, die sie an der Pflanze erreichen, heranwachsen sehen; sie wurden nicht radiär, während an der Basis der Stecklinge sich radiäre Sprosse entwickelten.

§ 5.

Verwachsungen und Verkümmerungen.

Die Untersuchung der Organbildung am Vegetationspunkt genügt häufig nicht zur Erkennung der Homologien, diese sind vielfach verdeckt durch Vorgänge, die nur auf dem Wege des Vergleiches mit anderen Formen erschlossen werden können.

Nehmen wir z. B. an, die Blütenorgane, die in Fig. 21 *A* abgebildet sind[1]), gehörten einer ganz isoliert stehenden Monokotyle an, deren Staubblätter nur in dieser Zahl und Anordnung vorkommen. Jeder würde sagen: Hier liegt eine axilläre männliche Blüte vor, mit nur einem Perigonblatt. In Wirklichkeit aber sind es drei männliche Blüten, deren jede auf ein einziges Staubblatt reduziert ist, das Blatt ist kein Perigonblatt, sondern das aus zwei Blättern verwachsene Vorblatt der ersten

[1]) Vgl. Goebel, Über den Bau der Ährchen und Blüten einiger javanischer Cyperaceen. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg vol. VII.

Blüte; in den Achseln dieser Blätter stehen dann zwei weitere, die auch aus je einem Staubblatt bestehen.

Wir sehen uns hier also veranlafst, die Blütenbildung als eine durch Verkümmerung (von dem ganzen Perigon, ferner von 5 Staubblättern und dem Gynäceum der „typischen" Cyperaceenblüte) und Verwachsung (der beiden Vorblätter) zu stande gekommene zu betrachten. Der Morphologe, welcher die Homologieen zu ergründen versucht, konstruiert sich dazu unwillkürlich einen Ausgangspunkt, der entweder mit einer lebenden Form übereinstimmt, oder ein lediglich durch Abstraktion gewonnener Typus sein kann. Alle Angehörigen einer Reihe stellen sich dann dar als Abänderungen dieses „Typus". Die Abänderungen erfolgen meist dadurch, dafs eine Verkümmerung, eine Verwachsung oder eine Umbildung eingetreten ist, und diese Veränderungen stehen oft in deutlichster Beziehung zur Aufsenwelt, oder sie sind bedingt durch innere Beziehungen der Organe untereinander. Zur Erkennung der Veränderungen, welche in der Organbildung stattgefunden haben, stehen der Organographie drei Wege offen: der Vergleich mit verwandten Formen, die Entwicklungsgeschichte und das Experiment. Auf die Bedeutung der experimentellen Organographie wurde oben an einigen Beispielen bei Besprechung der Metamorphosenlehre schon hingewiesen. Sie ist einer der jüngsten Zweige der Organlehre, dem man eine bedeutende Zukunft voraussagen darf, und wir werden deshalb später in einem besonderen Kapitel die bis jetzt erreichten Resultate mitzuteilen haben. Selbstverständlich geht die experimentelle Organographie über in die Physiologie, es wurde aber oben kurz zu zeigen versucht, dafs eine Trennung von Morphologie und Physiologie lediglich eine formale sein kann, und hier verstehen wir unter Organographie ganz im allgemeinen diejenige Forschungsrichtung, welche sich mit der Organbildung der Pflanzen befafst, gleichgiltig, welcher Methoden sie sich dabei bedient.

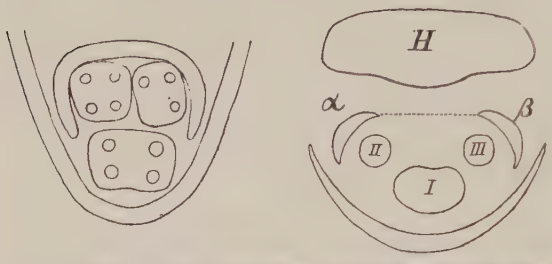


Fig. 21. Scirpodendron costatum. Links Querschnitt eines dreiblütigen Ährchens, rechts Schema. *I* Primanblüte, *II* und *III* Achselblüten in der Achsel der beiden Vorblätter *α* und *β*. *H* Inflorescenzachse an der die Blüte *I* als Achselspross entsteht.

Die Begriffe Verwachsung und Verkümmerung hat man teilweise in verschiedenem Sinne angewendet, und es wird nicht überflüssig sein, sie hier etwas eingehender zu untersuchen. Einzelbeispiele werden sich im Verlaufe der speciellen Darstellung ergeben.

Verwachsung.

Der Ausdruck Verwachsung wird teils im wörtlichen, teils im vergleichenden Sinne gebraucht, d. h. man verstand darunter sowohl die Thatsache, dafs ursprünglich getrennte Organe sich mit ihren freien Teilen vereinigen, als die, dafs man vielfach Organe, die bei gewissen Pflanzen frei, selbständig sind, bei anderen miteinander vereinigt findet, ohne dafs diese Vereinigung durch eine im Verlaufe der Entwicklung eintretende Verwachsung erfolgen würde. Eines der bekanntesten Bei-

spiele bietet die Blumenkrone der Sympetalen, die gewöhnlich als verwachsenblätterig bezeichnet wird. In Wirklichkeit liegt die Sache so, dafs eine Anzahl freier Blattanlagen gebildet, aber bald auf gemeinsamer ringförmiger Basis emporgehoben werden. Man kann diesen Ringwall betrachten als zu stande gekommen aus den Basalteilen der betreffenden Blattanlagen, die aber von Anfang an oder „kongenital" miteinander vereinigt sind. Darauf wird indes bei Besprechung der Blütenbildung zurückzukommen sein, zunächst seien für das Eintreten wirklicher Verwachsung Beispiele angeführt. Dabei ist zu bemerken, dafs von der Verwachsung im fertigen Zustand um so weniger zu bemerken ist, je früher sie erfolgt. Die Scheidewand des Fruchtknotens der Cruciferen z. B. ist aus zwei miteinander verwachsenen Stücken zusammengesetzt, die Verschmelzung der Zellen geschieht aber so frühzeitig, dafs dieselbe im fertigen Zustand nicht mehr bemerkbar ist, ähnlich ist es bei manchen Fruchtblättern, bei der Blumenkrone von Ceropegia etc. Eine zeitweilige oder dauernde Verwachsung durch Nahtverbindungen tritt zwischen den Blättern der Blütenhülle, in manchen Fällen bei bestimmter („klappiger") Knospenlage ein[1]). Entweder wachsen die einander berührenden Epidermiszellen benachbarter Blätter zahnartig zwischeneinander ein, dann können wir von einer „Zellennaht" sprechen, oder die Verzahnung erfolgt nur durch Cuticularrippen und -zapfen, Cuticularnaht. In diesen Fällen erfolgte also im Gegensatz zu den oben erwähnten die Verwachsung erst nach Ausbildung der Cuticula. Indes kann dieselbe auch nach der Verwachsung in manchen Fällen teilweise resorbiert werden (Staminaltubus von Lobelia nach Reiche a. a. O.).

Die hier angeführten Fälle sind zwar biologisch von Interesse, treten aber an Wichtigkeit durchaus zurück gegenüber der kongenitalen Verwachsung, wobei es sich, wie schon oben erwähnt, um ganz andere Vorgänge handelt.

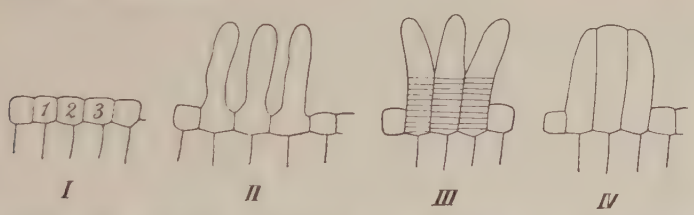


Fig. 22. Schema für die freie Ausbildung (*II*), teilweise (*III*) oder vollständige (*IV*). Verwachsung dreier nebeneinander entstehender (*I*) Haare.

Nehmen wir einen einfachen Fall an (Fig. 22). Drei benachbarte Oberflächenzellen (*1*, *2*, *3* Fig. 22 *I*) sollen in Haaren auswachsen, die jedes für sich sich entwickeln (Fig. 22 *II*). Bei einer verwandten Pflanze aber wachsen die Zellen von vornherein als einheitlicher Zellkörper. Diesen kann man als aus einzelnen Zellen kongenital verwachsen bezeichnen, was zunächst einen rein vergleichenden Sinn hat (d. h. nur ein anderer Ausdruck für die Thatsache ist, dafs die Zellen bei der ersten Pflanze nicht miteinander vereint wachsen) und eigentlich erst dann von Bedeutung wird, wenn sich wahrscheinlich machen läfst, dafs der kongenital

[1]) Vgl. Reiche, Über nachträgliche Verbindung frei angelegter Pflanzenorgane (Flora 1891 p. 435); Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen (Flora 81. Bd. 1895 p. 151 ff.).

verwachsene Körper phylogenetisch aus den freien Haaren hervorgegangen ist. Eine Stütze für diese Vorstellung würde es z. B. sein, wenn man eine Pflanze kennen würde, bei der die Haare, wie in Fig. 22 *III*, nur in ihrem unteren Teile (der schraffiert ist) zusammenhängen. Dieses Verhalten kann dann auf doppelte Weise erreicht werden. Entweder wachsen die Haare zunächst frei aus und werden dann durch die Streckung ihrer zusammenhängenden Basalteile emporgehoben, oder es entsteht zunächst ein Zellkörper (der schraffierte, ähnlich wie bei Fig. 22 *IV*) und es wachsen dann erst die drei Zellen an der Spitze weiter, für beide Modalitäten finden wir bei Entstehung der sympetalen Blumenkrone Beispiele. — Ein Vorgang, welcher der hier angenommenen Verwachsung von Haaren entspricht, findet sich in der That bei den Haarwurzeln mancher Florideen und einiger Lebermoose. Bei den meisten Arten beider Reihen sind einzelstehende Haarwurzeln vorhanden, bei einigen Zellkörper, die wir als aus Haarwurzelbüschel „kongenital verwachsen" bezeichnen können (so bei Polyzonia jungermannoïdes unter den Florideen, betreffs der Lebermoose vgl. S. I p. 161 und Fig. 66). In allen Fällen, wo eine kongenitale Verwachsung aus vergleichenden Gründen angenommen wird, mufs eine entwicklungsgeschichtliche Prüfung ergeben, wie der Vorgang eigentlich ist. Beide Forschungsmethoden müssen sich gegenseitig ergänzen und berichtigen. Der unterständige Fruchtknoten z. B. wurde von der Entwicklungsgeschichte vielfach als von der becherförmig gewordenen Blütenachse gebildet betrachtet, die Fruchtblätter sollten nur zur Griffelbildung verwendet werden. Die vergleichende Betrachtung hatte dagegen zu dem Resultate geführt, dafs auch beim unterständigen Fruchtknoten die Fruchtblätter an der Bildung der Fruchtknotenhöhle beteiligt sein müfsten, und dafs aus ihnen die Samenanlagen entspringen, ohne dafs dadurch über den Vorgang selbst eine genauere Aufklärung gegeben wäre. Die genauere Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigt nun in allen bis jetzt geprüften Fällen, dafs beide Anschauungen in gewissem Sinne Recht haben, und dafs sie sich vereinigen lassen, wofür auf den speciellen Teil verwiesen sei.

Fig. 23. Spathiphyllum platyspatha. Inflorescenz etwas schief von oben gesehen; die Inflorescenz ist einseitig, der Spadix mit der Spatha „verwachsen". Es sind zwei Reihen männlicher Blüten vorhanden, dazwischen die weiblichen.

Hier möchte ich an der Hand der Figuren 23 u. 24 ein anderes Beispiel kurz erörtern. Die Blütenkolben der Aroïdeen sind umhüllt von einem, als Spatha bezeichneten Hochblatt, welches unterhalb des Blütenkolbens entspringt. Bei Spathiphyllum platyspatha liegt nun der eigentümliche Fall vor, dafs der Blütenkolben ganz mit der Spatha verwächst, die Blüten entstehen nur auf dem freien, der „Verwachsungsstelle" gegenüberliegenden Teile des wenig hervortretenden Blütenkolbens. Ein

Querschnitt durch den Blütenkolben (Fig. 24, *III*) erweckt den Anschein, als ob die Blüten aus der Oberseite der Spatha entsprängen, welche mit ihren eingeschlagenen Rändern den Blütenstand schützend umgiebt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun, dafs unterhalb der Spitze des Blütenstandes auch hier die Spatha ganz normal angelegt wird (Fig. 24, *I* und *II*), statt dafs nun aber — wie gewöhnlich — der oberhalb der Ursprungsstelle der Spathe gelegene Teil stark wächst und sich mit Blüten bedeckt, erfolgt hier ein anderer Vorgang: es entwickelt sich die Zone der Inflorescenz, welcher die Spatha eingefügt ist, es ist dies

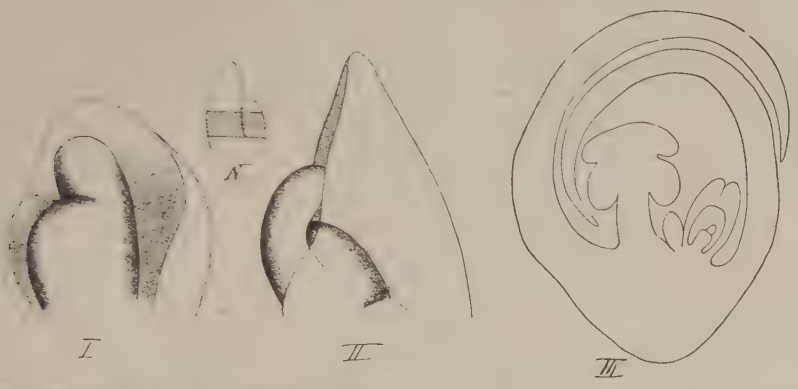


Fig. 24. Spathiphyllum platyspatha. Entwicklung der Inflorescenz. *I* und *II* junge Inflorescenzen, an denen man die Anlage des Spatha sieht, die seitlich unterhalb des Vegetationspunktes der Inflorescenz hervorsprofst. Das der Inflorescenz gegenüberstehende Blatt wird zu einem Niederblatt, in dessen Achsel sich ein Fortsetzungssprofs entwickelt. *III* Querschnitt durch eine junge Inflorescenz. *IV* Schematische Figur zur Erläuterung der „Verwachsung".

der in der schematischen Fig. 24 *IV* schraffierte Teil. Dieser wächst heran, er besteht aufsen (in Fig. 24 *IV*, rechts) aus der Inflorescenzachse, innen aus der Basis der Spatha, und so, durch Vereintwachsen von Blattinsertion und Sprofsachse kommt das sonderbare Gebilde zu stande, von dem wir ausgingen. Andere Spathiphyllumarten zeigen diese Verwachsung in viel geringerem Grade, nur an der Basis der Inflorescenz, mit welchen biologischen Beziehungen es zusammenhängen mag, dafs bei Sp. platyspatha der Entwicklungsgang in so eigentümlicher Weise abgeändert wurde, wissen wir nicht.

Verkümmerung.

Je reicher die Gliederung einer Pflanze ist, desto häufiger ist die Erscheinung, die wir als Verkümmerung bezeichnen können. Bei Thallophyten tritt sie demgemäfs verhältnismäfsig seltener auf, als bei höheren Pflanzen, und bei diesen häufiger in der Blütenregion, als in der vegetativen, entsprechend der höheren Gliederung der ersteren. Wir lassen dabei selbstverständlich alle die Fälle ausser Betracht, bei welchen ein Organ durch ungünstige äufsere Einflüsse in seiner Entwicklung gehemmt wird, hier handelt es sich nur um die durch innere Ursachen erfolgende Verkümmerung. Darüber lassen sich folgende allgemeinere Sätze aufstellen.

1. Art und Weise der Verkümmerung.

Alle Verkümmerung erfolgt dadurch, dafs eine Organanlage ihren normalen Entwicklungsgang nicht vollständig durchläuft, sondern auf einem früheren oder späteren Stadium desselben stehen bleibt. In diesen Fällen ist die Organanlage entwicklungsgeschichtlich noch nachweisbar, in zahlreichen anderen aber unterbleibt auch die erste Anlegung, und die Verkümmerung kann dann nur noch durch den Vergleich mit anderen Formen erschlossen werden. Dafs zwischen Verkümmerung und Nichtanlegung („Abort und Ablast") keine scharfe Grenze zu ziehen ist, zeigt die Thatsache, dafs bei einer und derselben Pflanze ein und dasselbe Organ bald in verkümmertem Zustand angetroffen wird, bald ganz fehlschlägt, und dies ist wieder nur ein Specialfall der allgemeineren Thatsache, dafs verkümmerte Organe in der Entwicklungshöhe, die sie erreichen, sehr schwanken. Zunächst seien jedoch für das erstere Beispiele angeführt. Die Ährchen der Gräser Setaria, Pennisetum u. a. sind umgeben von einer aus Borsten bestehenden Hülle. Zweifelsohne sind, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, diese Borsten Inflorescenzzweige, an denen man auch zuweilen Blütenrudimente wahrnimmt. Allein in den meisten der zahlreichen von mir untersuchten Borsten [1]) war keine Spur von Ährenbildung an diesen Borsten wahrzunehmen, und es zeigt dieser Umstand, dafs ein scharfer Unterschied zwischen dem Fehlschlagen (der Verkümmerung) und dem gänzlichen Unterbleiben der Entwicklung von Sprossungen nicht zu machen ist. Wenn an einer Setariaborste im einen Falle ein fast vollständiges Ährchen, im andern nur eine Andeutung der Glumae, im dritten gar kein Ährchenrudiment angelegt wird, so sind diese drei Stadien doch offenbar nur dem Grade nach voneinander verschieden. Und ähnliche Fälle lassen sich auch von Blattbildungen anführen. So giebt Schmitz [2]) an, dafs sich bei Artanthe Jamaicensis, einer Piperacee, nur das median nach hinten stehende Staubblatt des zweiten Staubblattwirtels ausbildet, aber schmächtiger ist als die drei Staubblätter des äufseren Kreises. In einzelnen Blüten war aber das genannte Staubblatt zwar als Höcker angelegt, kam aber nicht zur Ausbildung, schlug also fehl. Bisweilen aber unterblieb sogar die erste Anlegung eines solchen Höckers, ja sogar die ersten Zellteilungen, wodurch die Bildung desselben sonst eingeleitet zu werden pflegte. Schmitz hat das völlige Unterbleiben der Anlegung eines Organs als Ablast gegenüber dem Verkümmern, dem Abortus bezeichnet, aber, wie schon erwähnt, ist eine wesentliche Verschiedenheit zwischen beiden Vorgängen nicht vorhanden, die Annahme des Fehlschlagens eines Organs, sei dasselbe nun noch im rudimentären Zustand vorhanden oder nicht, wird immer durch *Vergleichung* gestützt werden müssen. Der Umstand, dafs mit solchen Vergleichungen zuweilen Mifsbrauch getrieben worden ist, hindert daran nichts.

Es ist übrigens nicht immer leicht, verkümmernde Organe abzugrenzen gegenüber umgebildeten und gegenüber denen, die nur eine *zeitweilige* Hemmung ihrer Entwicklung erfahren. So verharren z. B. die Blätter an den rasch wachsenden Sprofsachsen mancher Schlingpflanzen zunächst in unentwickeltem Zustand, und werden in diesem entweder abgeworfen oder nehmen später ihre Entwicklung wieder auf. Die „ruhenden Knospen" vieler Bäume verkümmern, wenn sie nicht

[1]) Goebel, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. Pringsh. Jahrb. XIV.
[2]) Schmitz, Die Blütenentwicklung der Piperaceen in Hanstein, botan. Abhandlungen II. Band p. 37.

durch Beschädigung des Baumes zum Austreiben veranlafst werden. Schon die oben kurz angeführten Beispiele zeigen, dafs die Verkümmerung bei einem und demselben Organe früher oder später erfolgen kann; damit hängt es zusammen, dafs die Ausbildung verkümmernder Organe aufserordentlich schwankt. Beispiele lassen sich sowohl aus der vegetativen Region, als aus den Blüten anführen.

Die unterste Gluma der Ährchen von Lolium ist bei den meisten Arten spurlos verkümmert. Bei L. temulentum dagegen ist sie entwicklungsgeschichtlich stets nachzuweisen und erreicht oft solche Gröfse, dafs sie auch für das blofse Auge deutlich hervortritt. Die Deckblätter der Cruciferenblüten sind meist spurlos verkümmert, treten aber gelegentlich ausnahmsweise auf.

Verkümmernde Staubblätter zeigen alle Übergangsstufen von dem normalen Bau der Anthere bis zu einem ungegliederten Höcker[1]). Dabei ist charakteristisch, dafs in manchen Blüten mit stark vergröfserter Blumenkrone gerade die Staubblätter eine frühzeitige Hemmung erfahren, während dies bei den auf sie folgenden Fruchtblättern nicht in so starkem Mafse geschieht (Randblüten vieler Compositen). Auch bei Fruchtblättern und Samenanlagen finden sich alle Stufen der Verkümmerung.

Verkümmernde Organe werden häufig später sichtbar, als dies nach ihrer Stellung der Fall sein sollte. Wenn sie überhaupt nicht mehr angelegt werden, so kann dies so weit gehen, dafs auch der Platz, an dem sie stehen sollten, verschwindet. So ist die Blüte der Labiaten z. B. eine „typisch" fünfzählige. Thatsächlich aber entwickelt sie sich von der Bildung der Blumenkrone ab, als ob sie eine vierzählige wäre.

2. Ursachen der Verkümmerung.

Hierbei sind zwei Gesichtspunkte von Bedeutung, die aber beide gleichzeitig in Betracht kommen können:

1. Die Verkümmerung erfolgt durch die Einwirkung anderer Teile derselben Pflanze, also direkt durch Correlation.

2. Die Verkümmerung erfolgt im Zusammenhang damit, dafs die Organe funktionslos geworden sind, die Reduktion solcher Organe kann direkt durch ihre Funktionslosigkeit bedingt sein, oder nur indirekt, indem eine Verkümmerung unnötig gewordener Organe den übrigen zu gute kommen wird, jedenfalls einen verminderten Verbrauch an Baustoffen bedingt. Das Funktionsloswerden erfolgt in vielen Fällen dadurch, dafs ein anderes Organ die betreffende Funktion übernimmt (z. B. die Sprofsachse die sonst den Blättern vorzugsweise zukommende Kohlenstoffassimilation).

Ad 1). Hierfür lassen sich zahlreiche Beispiele anführen. Da dieselben zum Teile bei den Korrelationserscheinungen zu besprechen sein werden, so sei hier nur einiges kurz angeführt.

Die Farnprothallien und Moosprotonemen (mit Ausnahme von Ephemerum) gehen zu Grunde, wenn eine junge Pflanze entstanden ist, welche die Baustoffe an sich reifst. In dem Fruchtknoten der Eiche entwickelt sich von sechs Samenanlagen, in dem der Linde von zehn nur eine, die

[1]) Familler, Flora 1896 p. 133 ff.

alle andern verdrängt; die oberen Blüten reichblütiger Inflorescenzen (z. B. Boragineen, Oenothera) verkümmern, wenn die unteren Samen ansetzen. Die Knospen an der Basis der Jahrestriebe der meisten Holzpflanzen sind ebenso entwicklungsfähig wie die anderen, aber durch ihre Lage dazu verurteilt, „Ruheknospen" zu bleiben, die gewöhnlich ganz und gar verkümmern und nur unter bestimmten äufseren Umständen zum Austreiben gelangen. Zahlreiche andere Beispiele liefsen sich anführen.

Ad 2). Die Verkümmerung trifft funktionslos gewordene Organe.

Nicht immer ist es leicht nachzuweisen, warum der Funktionsverlust eintrat; dafs aber dieser stattgefunden hat, tritt in den meisten Fällen deutlich hervor. Für eine Anzahl von Fällen aus der vegetativen Region möchte ich auf die Erörterung der Symmetrieverhältnisse hinweisen und hier noch einige weitere beifügen.

In dem oben erwähnten Falle von Lolium handelt es sich um die Verkümmerung eines der beiden Hüllblätter, welche sonst die Ährchen umgeben. An dem Endährchen des Blütenstandes von Lolium sind sie auch beide vorhanden, weil dieses frei liegt, also nach allen Seiten hin eines Schutzes bedarf. Bei den Seitenährchen ist dies nicht der Fall, sie liegen in einer Bucht der Inflorescenzachse, die sie nach einer Seite hin deckt, die andere wird durch die obere Gluma beschützt. Die der Inflorescenzachse zugewandte Gluma ist ganz überflüssig und verkümmert dementsprechend.

Ähnlich ist es mit den Deckblättern vieler Blüten. Wo die letzteren dicht gedrängt stehen, wird der Schutz der Deckblätter entbehrlich (zumal wenn wie bei den Compositen noch eine Hochblatthülle als gemeinschaftlicher Schutzapparat hinzukommt), sie verkümmern, weil die dichtgedrängten Blüten eines besonderen Schutzes nicht bedürfen. Besonders lehrreich sind die Doldenpflanzen[1]). An den Dolden erster und zweiter Ordnung sind häufig, aber nicht immer, die Deckblätter der äufseren Blütenstände resp. Blüten noch erhalten, sie stellen die „Hülle" oder das „Hüllchen" der beschreibenden Botanik dar. Soweit ich die mir lebend zugänglichen Umbelliferen daraufhin geprüft habe, finde ich, dafs die Hülle um so mehr erhalten ist, je weniger für den Schutz der Inflorescenzen sonst gesorgt ist. Sind diese lange in den mächtig entwickelten Blattscheiden von Hochblättern etc. verborgen, so fehlt Hülle und Hüllchen, ist dies nicht der Fall, kommt also den genannten Organen noch eine Funktion zu, so sind sie auch erhalten. Man vergleiche z. B. Angelica silvestris mit Daucus Carota. Natürlich läfst sich eine solche Beziehung nie als eine allgemein giltige betrachten, weil andere Beziehungen sie verwischen können.

In den Blüten selbst liefert die Verkümmerung der Blumenkrone bei kleistogamen Blüten ein charakteristisches Beispiel für den Satz, dafs funktionslos werdende Organe verkümmern, indes erfolgt der Vorgang hier bei manchen Pflanzen direkt infolge äufserer Einwirkungen (vgl. Abschnitt V), nicht etwa durch eine im Verlauf von Generationen eingetretene Reduktion der nutzlos gewordenen Blumenkrone.

Auch wo für die Verkümmerung scheinbar keine den Lebensverhältnissen entnommenen Gründe vorzuliegen scheinen, werden sich bei

[1]) Die jungen Inflorescenzen der Cruciferen stimmen mit jungen Dolden ganz überein, es strecken sich die Internodien der Inflorescenzachsen erst später; es ist deshalb nicht zu verwundern, dafs auch bei ihnen die Deckblätter ganz zu verkümmern pflegen.

genauerer Betrachtung solche wohl finden lassen. In der Familie der Ranunculaceen haben wir z. B. eine ganz allmähliche Abstufung von den Fruchtblättern der Helleboreen, welche zahlreiche Samenanlagen tragen, zu denen der Ranunculeen, die nur eine einzige hervorbringen; bei den Anemoneen und Clematideen lassen sich die verkümmernden Samenanlagen leicht noch entwicklungsgeschichtlich nachweisen. Untersuchen wir die Sache vom biologischen Standpunkte aus, so sehen wir, dafs die Helleboreen nur wenige, die Ranunculeen und Anemoneen viele Fruchtblätter in den Blüten haben. Mit anderen Worten: es kommt der Pflanze an auf die Verringerung der Zahl der Samen (die dafür um so besser ernährt werden können). Diese führt sie herbei entweder durch Verringerung der Zahl der Fruchtblätter oder der Samenanlagen; letztere läfst sich bei den Anemoneen und Clematideen noch entwicklungsgeschichtlich nachweisen, bei den Ranunculeen nicht.

3. Die morphologische Bedeutung der verkümmernden Organe

besteht namentlich darin, dafs durch sie oft die Übereinstimmung mit verwandten Pflanzen hergestellt wird, ein Verhältnis, das die phylogenetische Morphologie dahin zu deuten pflegt, dafs die verkümmerten Organe solche darstellen, die bei den Vorfahren entwickelt waren. Es ist in der That wahrscheinlich, dafs z. B. die Blüten von Salvia, die jetzt zwei ausgebildete und zwei verkümmerte Staubblätter besitzen, abstammen von einer Form, die wie andere Labiaten vier entwickelte Staubblätter besafs.

Nur wird man sich hüten müssen, alle verkümmernden Organe etwa als solche zu betrachten, die bei den Vorfahren der betreffenden Form entwickelt gewesen wären. Eine solche Anschauung wäre für die regelmäfsig verkümmernden Blüten vieler Inflorescenzen rein in der Luft stehend. Wie ich an den Inflorescenzen der Gräser nachzuweisen gesucht habe[1]), liegt hier vielmehr die Annahme nahe, dafs die in einer Inflorescenz vorhandenen plastischen Materialien zwar zur Anlegung, nicht aber zur Entfaltung einer gröfseren Anzahl von Organen ausreichen, und das kann bei den betreffenden Formen von jeher der Fall gewesen sein. Es ist ja eine ganz allgemeine Regel, dafs viel mehr Organanlagen gebildet werden, als zur Funktion gelangen, sei dies nun wie in den genannten Fällen durch frühzeitige Unterdrückung der Organanlagen selbst oder durch Zugrundegehen der fertig ausgebildeten Organe.

Unsere meisten phylogenetischen Reihen sind Reduktionsreihen, d. h. also solche, bei denen die Abänderungen durch Verkümmerung zu stande kommen. Es ist dies psychologisch leicht verständlich. Wenn wir einen bestimmten „Typus“ haben, so ist damit unserer Vergleichung ein fester Anhaltspunkt gegeben. Dieser fehlt aber, wenn es sich um eine aufsteigende, nicht um eine absteigende Reihe handelt. Darauf ist besonders hinzuweisen, weil aus dem eben angedeuteten subjektiven Grunde Verkümmerungen häufig angenommen worden sind, ohne dafs stichhaltige Belege dafür vorhanden waren. So leitet z. B. neuerdings Celakovsky die sämtlichen Blüten der Gymnospermen von Zwitterblüten ab, namentlich weil bei Welwitschia in den männlichen Blüten eine rudimentäre

[1]) Goebel, Beitr. zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. Pringsh. Jahrb. Bd. XIV.

Samenanlage vorhanden ist. Das ist ein reines Phantasiegebäude, und die Annahme, dafs „funktionslose Gebilde immer nur Relikte nach vormals wohl ausgebildeten, normal funktionierenden Organen darstellen", wie oben (und schon vor Jahren) hervorgehoben, eine nicht allgemein zutreffende, ebensowenig als etwa die, dafs die Vorfahren des Menschen Zwitter gewesen seien, weil der Mann rudimentäre Brustdrüsen und eine frühzeitig rückgebildete Uterusanlage besitzt. Verkümmernde Organe können auch solche sein, die überhaupt bei der betreffenden Art (oder dem betr. Geschlecht) nie vollständig zur Entwicklung gelangten; nur unser synthetisches Bedürfnis drängt uns immer wieder zur Annahme von Reduktionsreihen, von denen aber viele nur als Dichtung berechtigt sind, d. h. den ästhetischen Genufs gewähren, eine Reihe von Thatsachen untereinander in Verbindung gebracht zu haben.

Zweiter Abschnitt.

Symmetrieverhältnisse.[1]

§ 1.

Einleitung.

Unter den Symmetrieverhältnissen verstehen wir hier ganz allgemein die räumlichen Beziehungen der Pflanzengestaltung. Nur selten sind die Pflanzenkörper nach allen Richtungen des Raumes hin annähernd gleichmäfsig entwickelt, wie dies z. B. bei den monergiden, kugeligen Zellen von Eremosphaera der Fall zu sein scheint; gewöhnlich ist die Ausbildung nach verschiedenen Richtungen hin eine verschiedene. Die Untersuchung der Symmetrieverhältnisse ist von grosser Wichtigkeit, weil sie in engster Beziehung zu den Lebensverhältnissen stehen und auch für die Beurteilung des Gesamtaufbaues von erheblichster Bedeutung sind. Gründete sich doch die „Spiraltheorie", welche jahrzehntelang die Morphologie beherrscht und vielfach in Sackgassen geführt hat, wesentlich auf eine unrichtige Verallgemeinerung der Symmetrieverhältnisse orthotroper Sprosse der höheren Pflanzen.

Zunächst sei daran erinnert, dafs, wie im vorhergehenden Abschnitte dargethan wurde, die meisten Pflanzen und Pflanzenteile eine polare Ausbildung zeigen, einen Gegensatz zwischen „Spitze und Basis", ein Gegensatz, den wir schon bei manchen Zellkolonieen auftreten sahen, der aber scharf hervortritt, sobald ein Vegetationspunkt vorhanden ist, mit dessen Auftreten schon von vornherein die Polarität gegeben ist.

Es trat uns dieselbe ferner namentlich bei der Regeneration mancher Pflanzenteile entgegen. Aber auch im normalen Leben ist die verschiedene Ausbildung einer basalen und einer apikalen Region, namentlich bei Holzgewächsen, ausgeprägt genug. Wir sehen, dafs die Seitenzweige um so mehr gefördert sind, je näher sie der Spitze des Jahrestriebes liegen, eine Einrichtung, welche besonders geeignet erscheint, eine geregelte

[1]) Vgl. Mohl, Über die Symmetrieverhältnisse der Pflanzen (Vermischte Schriften bot. Inhalts 1845); H. Spencer, a. a. O.; Sachs, Lehrbuch der Botanik; Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile (Arb. d. bot. Instituts in Würzburg Bd. II p. 226 und Ges. Abhandlungen Bd. II); Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse (Arb. des bot. Instituts zu Würzburg Bd. II) und Vergl. Entwicklungsgeschichte p. 141—150.

Ausbreitung des Holzgerüstes eines Baumes herbeizuführen. So hat der Jahrestrieb einer Kiefer in seinem basalen Teile keine Seitensprosse, weiter hinauf folgen Kurztriebe, und erst an der Spitze stehen in scheinbar wirteliger Stellung die Langtriebe; dadurch kommt am Hauptsprofs selbst ein stockwerkartiger Aufbau zu stande, ohne dafs die Äste sich decken, während bei den Seitenzweigen die Äste höherer Ordnung immer mehr vom Hauptstamm abrücken und so die Assimilationsorgane ständig nach der Peripherie hin rücken, wo sie die günstigsten Beleuchtungsverhältnisse finden. Analog verhalten sich viele Laubhölzer, nur dafs hier eine mehr allmähliche Abstufung eintritt und die Knospen im Basalteil des Jahrestriebes vielfach als Ruheknospen ausgebildet sind, die sich nur bei Beschädigungen entfalten.

Spitze und Basis eines Pflanzenteils können wir uns durch eine Linie verbunden denken, die wir als seine Längsachse bezeichnen.

Sehen wir ab von seltenen Ausnahmefällen, so lassen sich betreffs der Anordnung der seitlichen Organe und der Ausbildung der Organe selbst dreierlei Fälle unterscheiden:

1) Radiäre Ausbildung ist vorhanden, wenn ein Organ keine vordere und hintere, keine rechte uud linke Seite unterscheiden lässt, sondern rings um die Längsachse nach allen Radien des Querschnitts annähernd gleichartig organisiert ist.

Anmerkung. Diese Ausbildungsform wurde ursprünglich von E. Meyer[1]) als die konzentrische bezeichnet, ein Name, der wohl mit Recht keinen Eingang gefunden hat. Namentlich pafst die Meyersche Bezeichnung nicht auf die radiäre Verteilung seitlicher Organe. Leider hat sich für die Blüten durch A. Braun eine besondere Terminologie eingebürgert. Radiäre Blüten werden als aktinomorph, dorsiventrale als zygomorph bezeichnet. Diese schwerfälligen Benennungen halte ich für ganz überflüssig und werde sie deshalb nicht anwenden.

2) Unter bisymmetrischen oder bilateralen Organen verstehen wir solche, welche eine vordere und eine hintere, eine rechte und eine linke unter sich jeweils gleiche Seite haben. Bilateral ist also z. B. ein zweizeilig beblätterter Sprofs von Schistostega (Fig. 25) und Fissidens, der gefiederte Bryopsisthallus etc. Bei Schistostega ist die bilaterale Gestaltung übrigens im Verlauf der Entwicklung aus einer radiären hervorgegangen. Die später der Länge nach angehefteten zweizeilig stehenden Blätter waren nämlich im Vegetationspunkt quer inseriert (Fig. 26) und rings um die Sprofsachse verteilt. Noch einfacher gestaltet sich bei Opuntia der Übergang: die radiäre Sprofsachse wird auf zwei einander gegenüberliegenden Seiten abgeflacht und so zu einem bilateralen Gebilde. Wie nahe sich radiäre und bilaterale Struktur stehen, sehen wir auch bei dem frei im Wasser flutenden, nur an der Basis festgewurzelten Thallus vieler Meeresalgen, der bald flach (bilateral), bald cylindrisch ist. Auch manche Blätter, wie die von Iris, sind der Hauptsache nach bilateral.

3) Dorsiventrale Organe lassen stets, wie dies im Namen liegt, eine Rücken- und eine Bauchseite unterscheiden, die voneinander verschieden sind. Die beiden Seitenflächen, die Flanken, sind entweder einander gleich, oder sie sind verschieden; letzteres ist z. B. der Fall bei den nur auf einer Seite mit Blüten besetzten Inflorescenzen von Vicia Cracca, auf der blütentragenden Seite stehen die Blüten in Schrägzeilen.

[1]) Linnaea VII, p. 419.

Mit diesen Kategorieen sind nur die häufigsten Fälle charakterisiert; dafs sie in einander übergehen können, wurde schon für den Fall von Schistostega erwähnt. Ebenso wie ein radiär angelegtes Organ bilateral, kann ein bilaterales oder radiäres dorsiventral werden: Beispiele dafür werden sich im Verlaufe der Darstellung ergeben; zunächst ist kurz zu erwähnen, welche Beziehungen zwischen Symmetrie und Richtung der Organe bestehen.

Sachs hat (a. a. O.) die Pflanzenorgane eingeteilt in orthotrope und plagiotrope.

Orthotrop ist ein Organ, wenn es unter gewöhnlichen Lebensverhältnissen auf horizontaler Erdoberfläche bei allseitig gleicher Beleuchtung senkrecht aufwärts oder senkrecht abwärts wächst, plagiotrop, wenn es schiefe Richtung zum Horizont oder horizontale Lage annimmt. Die äufseren und inneren Einwirkungen, welche dabei beteiligt sind,

Fig. 25. Zweizeilig beblättertes Pflänzchen von Schistostega osmundacea (vergr.), als Beispiel für bilaterale Ausbildung.

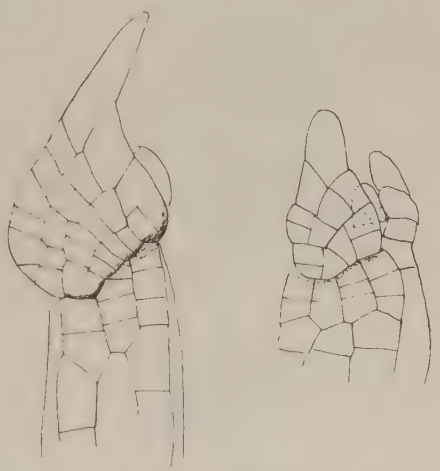


Fig. 26. Schistostega osmundacea. Zwei Sprofsspitzen von aufsen. Die ursprünglich quere Blattinsertion wird in die Längslinie der Sprofsachse verschoben.

bleiben hier aufser Betracht; dagegen ist auch für die organographische Betrachtung wichtig der Satz, dafs orthotrope Organe fast immer radiär oder bilateral, plagiotrope dagegen häufig dorsiventral sind, seltener bilateral, z. B. die bilateralen Sprosse von Schistostega und Fissidens. Es genügt, auf die orthotropen Hauptachsen der krautigen Gewächse, deren radiäre Gestaltung ohne weiteres erkenntlich ist, und auf die gewöhnlich plagiotropen Blätter hinzuweisen, deren dorsiventraler Bau an der Verschiedenheit von Ober- und Unterseite sofort hervortritt, während die radiär gebauten Blätter von Juncus (die man immer noch teilweise verkehrt als „sterile Halme“ bezeichnet) orthotrop sind, ebenso wie die bilateralen Blätter von Iris u. a. Dafs plagiotrope Organe so selten bilateral sind (vgl. die oben angeführten Beispiele), hängt offenbar damit zusammen, dafs die meisten derselben namentlich unter dem Einflufs einseitiger Beleuchtung dorsi-

ventral geworden sind; wir betrachten in den meisten Fällen die plagiotrope (durch äufsere und innere Faktoren veranlafste) Richtung als das Primäre, die dorsiventrale Ausbildung als das Sekundäre. Damit, dafs speciell das Licht eine grofse Bedeutung für die Ausbildung der Dorsiventralität hat, hängt es auch zusammen, dafs unterirdische plagiotrope Organe fast immer radiär gebaut sind. Ist einem Organe einmal der dorsiventrale Charakter aufgeprägt, so reagiert es dann gegen äufsere Einflüsse auch anders als ein radiäres.

Fig. 27. Hypnum (Hylocomium) splendens. Etagenwuchs: in jedem Jahre bildet sich ein erst orthotroper, dann plagiotroper, in einer Ebene verzweigter Sprofs aus.

Im einzelnen gestalten sich die Verhältnisse ziemlich mannigfaltig. Ein und dasselbe Organ kann in den verschiedenen Stadien seiner Entwicklung erst orthotrop und dann plagiotrop sein oder infolge der verschiedenen Einwirkung äufserer Reize entweder orthotrop oder plagiotrop sich verhalten, namentlich infolge von Korrelationsverhältnissen aus der plagiotropen in die orthotrope Stellung übergehen; nicht selten finden wir auch, dafs die vegetativen Sprosse plagiotrop, die der Fortpflanzung dienenden orthotrop sind[1]). So ist es z. B. bei Mnium undulatum (Fig. 28 u. 29). Ein schönes Beispiel für den erstgenannten Fall bietet das Wachstum von Hypnum splendens. Dieses im Schatten der Wälder wachsende Moos besitzt (vgl. Fig. 27) einem gefiederten Blatte gleichende, zweizeilig verzweigte Sprosse, die sich rechtwinklig zum Lichteinfall stellen. Jedes dieser plagiotropen, mit kleinen Blättchen besetzten Sprofssysteme ist nur eine Vegetationsperiode thätig. Im Beginn der nächsten entwickelt sich nahe seiner Basis ein starker, zunächst orthotroper und unverzweigt bleibender Seitensprofs, der aber bald plagiotrop wird und sich zweizeilig in einer zum Lichteinfall rechtwinklig stehenden Ebene verzweigt. Da die alten, absterbenden Sprofsgenerationen noch einige Zeit erhalten bleiben, so kommt dadurch ein stockwerkartiger Aufbau zu stande, der die neue Sprofsgeneration vor dem Begrabenwerden in dem Detritus des Waldbodens schützt.

Einigermafsen analog ist das Verhalten der Kiefern, die mit einem orthotropen Hauptsprofs und plagiotropen Seitenästen ausgerüstet sind. Die im Frühjahr neu austreibenden Spitzen der Seitentriebe aber sind

[1]) So habe ich früher darauf hingewiesen, dafs die bei allseitiger freier Beleuchtung orthotropen Sprosse mancher Dikotylen bei einseitiger, geminderter Beleuchtung plagiotrop werden (Gentiana asclepiadea, Lonicera-Arten), was ihnen eine bessere Ausnützung des Lichtes gestattet (Beitr. zur Morphol. und Physiol. des Blattes. Bot. Zeitg. 1880).

zunächst orthotrop und werden erst später, offenbar unter dem Einfluſs des Hauptsprosses (also durch Korrelation), plagiotrop.

Manche Bäume besitzen — wenigstens im späteren Lebensalter — ausschlieſslich plagiotrope Sprosse, obwohl es zur Ausgestaltung eines orthotropen Hauptstammes kommt, der aber erst nachträglich aus einer Verkettung plagiotroper Sprofsgenerationen entsteht. So ist es bei der Buche, Linde, Ulme. Nur in der Jugend, bei der Keimung, bilden diese Bäume orthotrope Sprosse, die dann auch in ihrer Gestaltung von den später auftretenden plagiotropen abweichen. Die letzteren sind zweizeilig beblättert und dorsiventral. Die Keimpflanzen der Buche[1]) sind orthotrop, die ersten Blätter mit den Kotyledonen gekreuzt, meist schliessen die Keimpflanzen damit ihr Wachstum ab; nicht selten tritt

Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 28. Mnium undulatum. Vegetativer Sprofs. Er ist erst orthotrop und wird dann plagiotrop. Natürl. Gröfse.

Fig. 29. Mnium undulatum. Orthotroper Sprofs, welcher mit einem rosettenförmigen Antheridienstand abgeschlossen hat. Unterhalb desselben sind drei vegetative, von Anfang an plagiotrope Seitensprosse entstanden. Natürl. Gröfse.

aber noch ein drittes, über einen der Kotyledonen fallendes Blatt auf. Die Endknospe des ersten Jahrestriebes aber wird schon dorsiventral (vgl. Kolderup-Rosenvinge Undersøgelser over ydre Faktorers Indflydelse paa organdannelsen hos Planterne).

Ulmus besitzt im ersten Jahre zweigliedrige gekreuzte Laubblattwirtel, erst im zweiten Jahre tritt (an dem ersten Seitensprofs der mit begrenztem Wachstum versehenen Keimachse) die zweizeilige alternierende

[1]) Nach Döll, Flora von Baden p. 537, kommt bei den Keimachsen von Fagus sylvatica und Carpinus Betulus teils spiralige, teils dekussierte Blattstellung vor, ebenso bei Ulmus. Die mir vorliegenden Keimpflanzen von Ulmus (entweder campestris oder effusa) haben sämtlich gekreuzte Blattstellung, wobei die Blätter nicht, wie später an den plagiotropen Sprossen, asymmetrisch sind.

Blattstellung auf, die Keimpflanzen der Linden sind radiär, nach $^2/_5$ beblättert.

Trotzdem nun diese Pflanzen späterhin nur dorsiventrale, zweizeilig beblätterte, plagiotrope Sprosse bilden, kommt ein mit radiärer Krone versehener Stamm zu stande, wie sie bei anderen Bäumen von Anfang an vorhanden ist. Es geschieht dies dadurch, dafs die Symmetrieebenen der aufeinander folgenden Sprofsgenerationen nicht miteinander zusammenfallen (vgl. das Diagramm Fig. 30); bei den am meisten aufrecht wachsenden Sprossen mufs also, da der Stamm aus verschiedenen Sprofsgenerationen sich zusammensetzt, notwendig ein radiäres Gebilde zu stande kommen, während bei den mehr horizontal wachsenden Sprossen durch Internodiendrehung die Symmetrieebene der zweizeilig beblätterten Seitensprosse vertikal gestellt wird, und so diese horizontalen Seitenzweige zu Gebilden sich gestalten, die, einem mehrfach gefiederten Blatte gleichend, einen dorsiventralen Gesamtbau aufweisen.

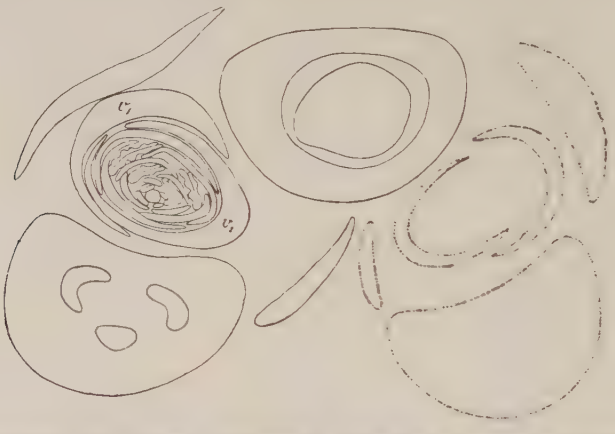


Fig. 30. Querschnitt durch einen Lindenzweig. Eine Seitenknospe ist getroffen; dieselbe ist zweizeilig beblättert. Ihre Symmetrieebene fällt mit der ihres Muttersprosses nicht zusammen.

Anm. Es wird nicht überflüssig sein, darauf hinzuweisen, dafs die soeben kurz erörterten Verhältnisse mehrfach unrichtig aufgefafst wurden, offenbar infolge davon, dafs man die Stellungsverhältnisse nicht in den Knospen, sondern am entfalteten Baume untersuchte. So glaubte z. B. Wigand (Der Baum p. 161), die Seitenknospen der Linde begännen nicht mit $^1/_2$ Stellung, offenbar durch die Internodiendrehung an horizontalen Seitenästen irre geführt, und übersah, dafs die Symmetrieebenen von Seiten- und Hauptsprofs von Anfang an nicht zusammenfallen. Auch das Knospendiagramm, welches Frank (Die natürliche, wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870) Fig. 1 giebt, ist betreffs wesentlicher Punkte nicht ganz richtig. Es ist die Stellung der Achselknospen zum Tragblatt und die Stellung der ersten Blätter der Knospen abweichend.

Bei der Richtungsverschiedenheit der einzelnen Sprofssysteme solcher aus nur plagiotropen Sprossen aufgebauten Bäume spielen wohl einerseits die Intensität und Richtung des Lichtes, andererseits Korrelationsverhältnisse eine Rolle. Die Hauptsprosse der Buche z. B. sind bei freiem Wuchs steil aufgerichtet, bei schwacher Beleuchtung (im dichten Walde) wachsend, können sie fast horizontal werden. Inwieweit den Seitensprossen durch

den Einfluſs der mehr aufrecht wachsenden Hauptsprosse eine gröſsere Neigung zum Horizont induziert wird, bleibt näher zu untersuchen.

Übrigens fehlt es auch nicht an Ausnahmefällen. Vicia Faba z. B. ist eine nach ihrer Verzweigungsart, wie viele andere Papilionaceen, als dorsiventral zu bezeichnende Pflanze[1]), ihre Sprosse sind aber orthotrop. Für die groſse Mehrzahl der Fälle aber gilt die oben aufgestellte Regel.

Es wird von Interesse sein, auch von niederen Pflanzen einige Beispiele für die Beziehungen zwischen Symmetrie und Richtung anzuführen.

Bei den Flechten tritt die Differenz zwischen den dorsiventral gebauten, meist dem Substrat angeschmiegten „Laubflechten“ und den radiär gebauten, aufrecht wachsenden oder herabhängenden „Strauchflechten“ besonders deutlich hervor. Von besonderem Interesse ist der Übergang von dorsiventralen in radiäre Organe, der sich bei den Flechten mehrfach findet[2]). Zunächst sei erwähnt, daſs ein solcher Übergang in dreifacher Weise stattfinden kann: 1) durch Zusammenrollung eines dorsiventralen Thallus resp. Thallusteiles, 2) durch Bildung orthotroper vegetativer Auswüchse am dorsiventralen Thallus, 3) durch Entwicklung der Stiele der Fruchtkörper, die namentlich dann eine auffallende wird und zur Bildung eigenartiger vegetativer Organe führt, wenn die Bildung der Fruchtkörper selbst in eine spätere Entwicklungsperiode verlegt oder ganz und gar unterdrückt wird. Für diese drei Fälle seien einige wenige Beispiele angeführt.

1. Cetraria islandica besitzt einen dorsiventralen, flachen oder oben rinnigkonkaven Thallus, der schräg aufsteigend wächst. Bei manchen, mehr aufwärts gerichteten Ästen verwachsen die Thallusränder miteinander zu einer Röhre. Das letztere wird die Regel bei der als var. crispa bezeichneten Form, und derartige Thallusäste nehmen dann meist einen radiären Bau an, indem die grünen Algenzellen gleichmäſsig verteilt sind, während sie an den dorsiventralen Ästen der Oberseite genähert liegen; daſs übrigens die Einrollung des Thallus namentlich auch in mechanischer Beziehung von Vorteil ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden; ein flacher Thallus kann sich, wenn er eingerollt ist, viel leichter aufrecht halten, als wenn er ausgebreitet bliebe.

2. Bei Thalloidima vesiculare zeigt der Thallus keulenförmige Auswüchse, die an manche niederen, strauchförmigen Algen erinnern, und bei den Bartflechten entwickelt sich der Thallus offenbar von Anfang an in dieser Weise[3]).

3. Bei einigen Flechten sind die Stiele der Askusfruchtkörper, die Podetien, stark entwickelt und als Assimilationsorgan von Bedeutung (z. B. Pycnothelia, Glossodium u. a.; Abbildungen bei Reinke). Denken wir uns diese Podetien verzweigt, so gelangt man zu den eigenartigen Formen, wie sie bei manchen Stereocaulonarten sich finden. Hier tritt ein aus Körnern und Schuppen gebildeter primärer Thallus auf, dem bei manchen Arten strauchige, reich verzweigte Gebilde entspringen, welche an den Enden der stärkeren Äste die Fruchtkörper tragen, während die schwächeren steril bleiben, begrenztes Wachstum haben und lediglich als Assimilationsorgane dienen.

---

[1]) Die Inflorescenzen sind — ähnlich wie bei Vicia Craca — alle nach einer Seite hin gerichtet (vgl. Fig. 78), die vegetativen Knospen nach der andern.

[2]) Vgl. darüber Reinke, Abhandl. über Flechten IV. Pringsh. Jahrb. XXVIII p. 191.

[3]) Vgl. Reinke, Abhandl. über Flechten III. Pringsh. Jahrb. XXVIII p. 105.

Ebenso ist es bei der artenreichen Gattung Cladonia[1]). Der Ausgangspunkt der Entwicklung ist auch hier ein dorsiventraler, flacher Thallus, welchem bei den einfachsten Formen die Fruchtkörper direkt aufsitzen. Bei andern finden wir den Fruchtkörper gestielt und verzweigt.

Wir treffen bei den Cladonien zwei Hauptformen, die Strauchform und die Becherform, die miteinander durch Übergänge verbunden sind. Bei den Becherformen tritt in der becherförmigen Erweiterung (welche eine Vergrößerung der assimilierenden Oberfläche bedingt) schon wieder der dorsiventrale Bau auf, während die cylindrischen Becherstiele radiär sind. In besonders auffallendem Maße ist dies der Fall bei Cl. verticillata (Fig. 32), bei der die gestielten Becher stockwerkartig auseinander hervorsprossen und der Becherrand in blattartige Zipfel zerschlitzt

Fig. 31. Cladonia coccifera. Aus dem horizontalen Thallus (*t*) hat sich ein becherförmiges Podetium entwickelt, aus dessen Rand gestielte Apthecien entspringen. (Lehrb.)

ist, so daß der Gesamthabitus dem einer Pflanze mit wirtelständigen Blättern, etwa einer Chara, ähnlich wird, eine Gestaltung, die wieder zeigt, daß von ganz verschiedenen Ausgangspunkten aus ähnliche Formen erreicht werden können. Bei chlorophylllosen Pflanzen findet sich nichts dergleichen, da hier die Beziehung der Oberflächenvergrößerung zum Lichte wegfällt.

Nach dieser allgemeinen Orientierung über die Beziehungen von Lage und Gestaltung sollen im folgenden die Symmetrieverhältnisse der einzelnen Organe besprochen werden, und zwar in folgender Einteilung:

I. Vegetationsorgane.
   A. Sproſs.
      1. Radiäre und bilaterale Sprosse;
      2. dorsiventrale Sprosse.
   B. Blatt.
II. Blüten und Blütenstände.

Fig. 32. Cladonia verticillata in natürl. Größe.

[1]) Vgl. Krabbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia, Leipzig 1891.

§ 2.

Stellungsverhältnisse der Organe an radiären Achsen.

Die Anordnung der seitlichen Organe ist nur in seltenen Fällen eine anscheinend regellose, meist ist sie auf bestimmte Regeln zurückzuführen. So sehen wir an den Wurzeln die Seitenwurzeln in Längsreihen angeordnet, entsprechend dem anatomischen Baue. Besonders hat die Anordnung der Blätter an den Sprofsachsen das Interesse auf sich gezogen. Es ist hier nicht der Ort, die Thatsachen, die bei der Untersuchung der Blattstellungen sich ergeben haben, und die Deutung, welche ihnen die „Spiraltheorie" gegeben hat, darzulegen. Diese Verhältnisse sind so oft behandelt worden, dafs kein Anlafs zu einer neuen Darstellung vorliegt. Die Spiraltheorie aber ist ein überwundener Standpunkt. Eine umfassende Theorie der Blattstellungen, die allgemeineren Anklang gefunden hätte, ist noch nicht an ihre Stelle getreten. Denn die Schwendenersche mechanische Blattstellungslehre beschränkt sich auf bestimmte Fälle. Da an sie die weitere Forschung anknüpfen mufs, so erschien eine Darstellung derselben erwünscht. Herr Dr. Weisse hatte auf meinen Wunsch die Freundlichkeit, diese Darstellung zu übernehmen. Ich selbst bin betreffs der Tragweite der mechanischen Blattstellungslehre und ihrer empirischen Grundlagen anderer Ansicht; gerade deshalb war mir erwünscht, die Grundzüge derselben von anderer Seite darlegen zu lassen.

Grundzüge der mechanischen Blattstellungslehre.

Bearbeitet von Dr. Arthur Weifse.

Die ältere Blattstellungslehre beschäftigte sich hauptsächlich damit, die Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe, wie sie sich im fertigen Zustande darbieten, nach arithmetischen Gesichtspunkten zu klassifizieren. Die einzelnen Stellungssysteme sind für sie konstante Gröfsen, die nur mathematische Beziehungen zu einander besitzen. In scharfem Gegensatze hierzu betrachtet die von Schwendener [1]) begründete mechanische Theorie der Blattstellungen auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien die werdenden Stellungsverhältnisse: sie sieht in den seitlichen Organen nicht diskrete Punkte, sondern geometrische Körper, die dadurch, dafs sie in bestimmten Entwicklungsstadien sich gegenseitig berühren, aufeinander mechanisch einwirken müssen.

Als Faktoren, durch welche im Verlauf der Sprofsentwicklung Verschiebungen der seitlichen Organe bedingt werden, kommen in erster Linie Ungleichheiten des Längen- und Dickenwachstums in Betracht. Nehmen wir z. B. an, das Mutterorgan wachse vorwiegend in die Dicke, während sich die seitlichen Sprossungen unter Beibehaltung ihrer Querschnittsform allseitig vergröfsern, so werden offenbar die Widerstände ihr Maximum in der Längsrichtung, ihr Minimum in der Querrichtung erreichen. Die hierdurch bedingten Verschiebungen werden dieselben sein, wie sie ein der Axe paralleler Druck bewirken würde. Wenn umgekehrt das Längenwachstum vorwiegt, so werden Verschiebungen eintreten, wie sie ein longitudinaler Zug herbeiführt.

Um das Problem möglichst zu vereinfachen, gehen wir mit Schwendener von der Annahme aus, dafs Form und Gröfse der seitlichen Organe während der Verschiebung konstant bleibe und ihr Querschnitt kreisförmig sei. Be-

[1]) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

trachten wir z. B., um einen konkreten Fall vor Augen zu haben, die der Hauptreihe angehörige Spiralstellung mit der Divergenz $\frac{13}{34}$, wie sie Fig. 33 auf abgerollter Cylinderfläche zur Darstellung bringt. Wirkt auf dieses System ein longitudinaler Druck, so ist zunächst klar, dafs sich derselbe nur in der Richtung derjenigen Parastichen fortpflanzen kann, in welchen sich die seitlichen Organe berühren. Wir erhalten also zwei Komponenten, von denen die eine in der Richtung der Dreierzeilen (also z. B. von 27 aus in der Reihe 27, 24, 21 . . . .), die andere in der Richtung der Fünferzeilen (27, 22, 17 . . . . .) wirksam ist. Das Problem entspricht also vollständig der in der Mechanik behandelten Aufgabe über die Bewegung eines Dachstuhls mit ungleichen Sparrenlängen. In unserm Beispiel stellt Organ 27 die Spitze, die beiden Kontaktzeilen 27, 24, 21 . . . . und 27, 22, 17 . . . . die Sparren

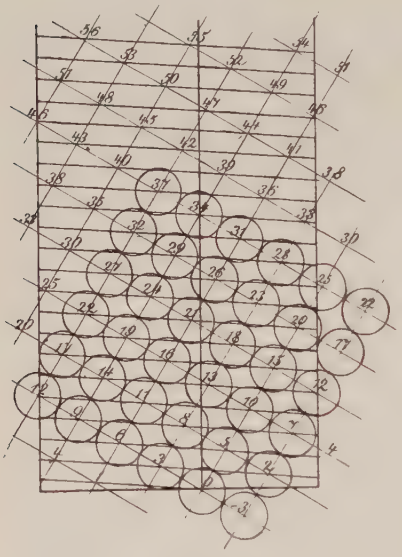


Fig. 33.

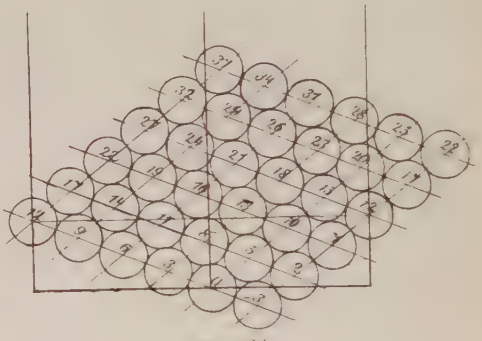


Fig. 34.

Fig. 33. Schema der $\frac{13}{34}$-Stellung für kreisförmige Organe. Nach Schwendener.

Fig. 34. Stellung der Organe, wie sie durch longitudinalen Druck aus Fig. 33 entsteht. Nach Schwendener.

des Dachstuhls dar. Auch ohne die mathematische Lösung des Problems zu verfolgen, kann man sich leicht an der Hand von Konstruktionen oder einem aus Pappschachteln zusammengesetzten Modell davon überzeugen, dafs durch den longitudinalen Druck sich der Winkel des Dachstuhls vergrößern und die Fufspunkte auseinander rücken müssen. Hierbei wird die Spitze des Dachstuhls sich nicht nur senken, sondern auch eine seitliche Verschiebung in der Richtung nach dem längeren Sparren erleiden. Eine verläufige Grenze dieser Verschiebung ist in unserm Beispiel erreicht, wenn der Kreis 37 auf 29 stöfst und sich der Winkel zwischen den Dreier- und Fünferzeilen auf 120° vergrößert hat (vgl. Fig. 34). Es berühren sich jetzt die Kreise nicht nur auf den Dreier- und Fünferzeilen, sondern auch auf den Achterzeilen (z. B. 27, 19, 11 . . . .). Bei weiterem Druck hört sodann der Kontakt auf den Dreierzeilen auf; die Fünfer und Achter bilden einen neuen Dachstuhl, der in ähnlicher Weise, wie der bisher wirksame, sein Spiel beginnt. Da jedoch jetzt der längere Sparren auf der entgegengesetzten Seite liegt, so müssen auch die seitlichen Verschiebungen nach der entgegengesetzten Seite hin stattfinden. Wenn

der Öffnungswinkel wiederum 120° erreicht, treten die Dreizehnerzeilen als Berührungslinien hinzu, während bei fortdauerndem Druck der Kontakt zwischen den Organen der Fünferzeilen aufhört; Achter und Dreizehner bilden fortan den Dachstuhl. So wiederholt sich immer das gleiche Spiel, solange der longitudinale Druck andauert. Nacheinander kommen die 21er, 34er, 55er etc. zur Mitwirkung. Infolge dieser wechselnden Kombination der Reihen bewegen sich also die einzelnen Organe langsam hin und her, sie schwingen gleichsam um eine mittlere Lage. Diese Schwingungen nehmen jedoch von Stufe zu Stufe an Gröfse ab, weil die Basis des wirksamen Dachstuhls mit jedem Wechsel der Kontaktlinien auf einen immer kleineren Bruchteil der ursprünglichen Gröfse heruntersinkt. Von Schwendener ist der genauere Verlauf dieser Schwingungen durch Rechnung bestimmt worden. Geht man von der $\frac{1}{2}$-Stellung aus, so nähern sich die Oscillationen immer mehr und mehr dem bekannten Grenzwert von 137° 30′ 28″. Die Divergenzen durchlaufen successive alle möglichen Zwischenwerte zwischen 180° und diesem Grenzwert. Hierbei kommt den Gliedern der Schimper-Braunschen Divergenzreihe

$$\frac{1}{2}, \quad \frac{1}{3}, \quad \frac{2}{5}, \quad \frac{3}{8}, \quad \frac{5}{13}, \quad \frac{8}{21}, \quad \frac{13}{34} \ldots .$$

nur insofern eine besondere Bedeutung zu, als sie als successive Näherungswerte des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots}}},$$

durch den sich bekanntlich der oben angegebene Grenzwert darstellen läfst, die wirklichen Divergenzen annähernd mit den kleinsten Zahlen darstellen.

Was an einem Beispiel für die Stellungen der Hauptreihe abgeleitet wurde, gilt im allgemeinen auch für jedes andere Spiralsystem. Stets bewirkt ein longitudinaler Druck eine allmähliche Annäherung an einen gewissen Grenzwert. Dafs ein longitudinaler Zug Verschiebungen in gerade entgegengesetzter Reihenfolge hervorrufen mufs, bedarf gleichfalls wohl nur der Erwähnung.

Wir hatten bisher der Einfachheit wegen angenommen, dafs der Durchmesser der seitlichen Organe konstant und nur der Umfang des Mutterorgans variabel sei. Diese Voraussetzung trifft nun aber in Wirklichkeit nicht zu: die Sprosse wachsen stets so stark, dafs der gegenseitige Abstand auch in longitudinaler Richtung allmählich gröfser wird. Während also der Winkel des gegebenen Dachstuhls sich infolge der überwiegenden Dickenzunahme des Stammes mehr und mehr öffnet, verlängern sich zugleich die beiden Sparren. Statt einer Senkung des Scheitels, wie sie im vorhergehenden geschildert wurde, erfolgt also thatsächlich eine allmähliche Steigerung der Giebelhöhe. Die seitlichen Oscillationen werden aber auch in diesem Falle genau die gleiche Gröfse erreichen, da sie nur von dem gegenseitigen Verhältnis der Sparrenlängen abhängen.

Die bisher vorausgesetzte Kreisform der seitlichen Organe findet sich in der Natur zwar in vielen Fällen, so besonders in der Blütenregion, fast vollkommen verwirklicht. In zahlreichen andern Fällen aber, in denen die Organe mehr in die Breite gezogen oder in die Länge gestreckt erscheinen, ist die Übereinstimmung nicht ohne weiteres zuzugeben. Haben die Organe elliptische Querschnittsform, so läfst sich durch folgende Überlegung eine Lösung des Problems herbeiführen. Wir können uns ein elliptisches System dadurch entstanden denken, dafs wir ein für kreisförmige Organe konstruiertes Schema auf

eine schief gestellte Ebene projizieren. Betrachten wir z. B. die Schattenbilder, welche durch die Sonnenstrahlen von einem Kreissystem entworfen werden, so können wir uns leicht davon überzeugen, wie bei geneigter Projektionsebene die Kreise in Ellipsen von unter sich gleicher Excentricität übergehen. Der Öffnungswinkel der Sparren erleidet hierbei zwar bedeutende Veränderungen; ebenso wird die Giebelhöhe bei quergestellten Ellipsen verkürzt, bei aufrechtstehenden vergrößert; die seitlichen Oscillationen aber bleiben in beiden Fällen dieselben wie für kreisförmige Organe. Ähnliches gilt auch für andere geschlossene Figuren von regelmäßiger Gestalt, solange die Queraxen horizontal gestellt sind. Für schief liegende Axen ergeben sich dagegen auch bezüglich der seitlichen Verschiebungen kleine Abweichungen. Doch bleibt der Hauptcharakter der Oscillationen auch in diesen Fällen derselbe. Übrigens kommen auffallend schief gestellte Organe in der Natur verhältnismäßig selten vor.

Nur wenige Organe behalten während des ganzen Verlaufs ihrer Entwicklung die gleiche Form; die meisten zeigen erhebliche Veränderungen, die teils durch aktives Wachstum bedingt werden, teils auf passiven, durch den gegenseitigen Druck veranlafsten Abplattungen beruhen. In manchen Fällen erreichen diese bekanntlich einen so hohen Grad, dafs die rundlichen Querschnittsformen der Anlagen schon frühzeitig in Polygone übergehen, die ohne Zwischenräume aneinander schliefsen. Beispiele hierfür bieten viele Koniferenzapfen und Kompositenköpfchen, der Fruchtstand der Ananas u. a. In diesen Fällen tritt häufig längere Zeit hindurch eine Berührung der Organe nach drei Richtungen hin ein. Es ist dann also gewissermafsen ein Dachstuhl mit drei Sparren wirksam. Wie Schwendener gezeigt hat, erleiden alsdann die seitlichen Verschiebungen im allgemeinen eine Verkleinerung; es findet die Annäherung an den Grenzwert mit geringeren Oscillationsweiten statt.

Nachdem wir uns im vorhergehenden mit den nachträglichen Verschiebungen beschäftigt haben, die ein gegebenes Stellungssystem im Laufe der Entwicklung erfährt, wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit dem Zustandekommen jener ursprünglichen Stellung zu. Beobachtungen am Scheitel lehren, dafs die neuen Organe stets im Anschlufs an die vorhergehenden in akropetaler Reihenfolge angelegt werden. Hofmeister[1]) hat zum erstenmal den Versuch gemacht, diese Thatsache mechanisch zu erklären, indem er den Satz aufstellte, dafs die neuen Organe in der größten Lücke entstehen, welche die schon vorhandenen zwischen sich lassen. Wenn dieser Satz nun auch in der ausgesprochenen Form eigentlich nicht zutrifft, so mufs doch anerkannt werden, dafs Hofmeister richtig erkannt hat, dafs die Stellung der neuen Organe durch die der älteren bedingt wird. Von Schwendener sind diese Verhältnisse an zahlreichen Beispielen eingehend untersucht worden. Überall zeigte es sich, dafs die jungen Organe im Kontakt mit den älteren angelegt werden. Um Mifsverständnissen vorzubeugen, sei noch besonders hervorgehoben, dafs dieser Kontakt an den jugendlichen Blatthöckern im allgemeinen nur auf zwei Parastichen statthat, dafs dagegen auf den Orthostichen der Regel nach keine Berührung vorhanden ist. Selbstverständlich kann man von einem buchstäblichen Kontakt der Anlagen nicht eher sprechen, als bis dieselben sich über die Oberfläche des Mutterorgans erheben. Thatsächlich sind die jüngsten Stadien seitlicher Organe aber schon früher mikroskopisch erkennbar. Man sieht ihre Bildungscentren in gewissen Abständen voneinander entstehen, so dafs also jeder Anlage ein bestimmtes Entwick-

[1]) Wilh. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handbuch der physiologischen Botanik I. Bd. 2. Abtlg. Leipzig 1868.

lungsfeld entspricht, das sie im Verlauf ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls vollständig beanspruchen[1]). Dafs diese Entwicklungsfelder eine bestimmte und, solange die Organe gleichartig sind, nahezu konstante Gröfse besitzen, ist eine morphologisch gegebene Thatsache, die nicht weiter erklärt werden kann. Ebenso ist die gegenseitige Berührung dieser Entwicklungsfelder und der dadurch bedingte Kontakt der jugendlichen Organe als gegeben zu betrachten. Die relative Gröfse der Anlagen und ihr Kontakt mit vorhergehenden Organen sind somit die morphologischen Grundlagen, auf welchen sich die Schwendenersche Anschlufstheorie aufbaut.

Es wurde schon oben erwähnt, dafs dieser Kontakt stets auf Parastichen zu beobachten sei, dagegen der Regel nach auf den Orthostichen fehle. Eine Ausnahme hiervon machen unter den Phanerogamen nur die dreikantigen Kakteen[2]). Bei ihnen sind die drei Orthostichen zugleich Kontaktzeilen, während eine seitliche Berührung selbst bei den allerjüngsten Blattanlagen nicht zu konstatieren ist. Es mufs mithin in diesem Falle die Rippenbildung, obschon sie erst unterhalb der obersten Blattanlagen beginnt, einen bestimmenden Einflufs auf die Vorgänge am Scheitel ausüben. Übrigens ist das Fehlen des seitlichen Kontakts nur für die dreikantigen Formen sicher nachgewiesen: bei den vierkantigen und noch mehr bei den vielkantigen Kakteensprossen kommt es auch in seitlicher Richtung zur Berührung der jungen Anlagen. Bekanntlich finden sich nicht selten auch an dem nämlichen Sprofs Änderungen in der Zahl der Kanten. Zwischen drei Rippen kann z. B. plötzlich eine vierte hinzutreten, oder aber eine Rippe hört mit einem bestimmten Blattkissen auf. Selbstverständlich sind mit solchen Übergängen auch Änderungen der Blattstellung verknüpft; doch sind es nicht mechanische Momente, welche in diesem Falle die Änderung herbeiführen, sondern Verhältnisse morphologischer Art. Nach den interessanten Untersuchungen von Vöchting[3]) ist die Form der Kakteensprosse in auffallender Weise von der Intensität der Beleuchtung abhängig.

Während bei den Phanerogamen, von der eben besprochenen Ausnahme abgesehen, alle Punkte des Scheitels in gleicher Weise befähigt sind, das Centrum eines neuen Bildungsherdes zu werden, finden sich bei gewissen Kryptogamen bestimmte Beziehungen zwischen den Stellungsverhältnissen der seitlichen Sprossungen und den Teilungsvorgängen am Scheitel. In erster Linie sind hier die Moose zu nennen, bei denen bekanntlich aus jedem Segment, das von der Scheitelzelle abgeschnitten wird, ein Blatt hervorgeht. Dagegen findet schon bei den Gefäfskryptogamen nicht mehr eine Abhängigkeit der Blattstellung von den Zellteilungen des Scheitels statt. Man kann sich z. B. an Farnstämmen leicht davon überzeugen, dafs die Spirale, in welcher die Segmente der Scheitelzelle aufeinander folgen, keineswegs immer mit der Blattspirale gleichgerichtet ist. Es kommt Gleichläufigkeit und Gegenläufigkeit ungefähr gleich häufig vor. Ein lehrreiches Beispiel bietet ferner Struthiopteris germanica. Hier ist die Scheitelzelle zwei-

[1]) S. Schwendener, Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschlufs an bereits vorhandene. Sitzungsber. d. Berliner Akademie d. Wissensch. 1895 p. 645—663.

[2]) S. Schwendener, Zur Kenntnis der Blattstellungen in gewundenen Zeilen. Sitzungsbericht d. Berliner Akad. d. Wissensch. 1894 p. 974.

[3]) Herm. Vöchting, Über die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen. Zur Theorie der Blattstellungen. Pringsh. Jahrb. XXVI 1894 p. 438 ff.

schneidig, während die Blätter in spiraliger Anordnung mit Divergenzen der Hauptreihe auftreten[1]).

In einem früheren Abschnitt haben wir die Verschiebungen kennen gelernt, welche die Organe im Laufe der Entwicklung nacheinander durchlaufen, wenn das Verhältnis ihrer Gröfse zum Umfang des Mutterorgans durch ungleichmäfsiges Längen- und Dickenwachstum verändert wird. Ganz analoge Stellungsänderungen müssen aber auch eintreten, wenn die relative Gröfse der seitlichen Organe sich aus anderen Gründen ändert. Wenn z. B. bei einer Pflanze in einem bestimmten Entwicklungszustande die seitlichen Organe allmählich kleiner werden, wie dies etwa beim Übergang von der Laubblatt- zur Blütenregion der Fall ist, oder wenn die Organe zwar gleich grofs bleiben, dafür aber die gemeinsame Achse an Umfang zunimmt, so werden Stellungsänderungen stattfinden, die im wesentlichen mit den durch longitudinalen Druck hervorgerufenen Verschiebungen übereinstimmen. Nur besteht der Unterschied, dafs die Änderungen, welche in letzterem Falle an denselben Organen nacheinander eintreten mufsten, hier an verschiedenen Organen nebeneinander zu beobachten sind.

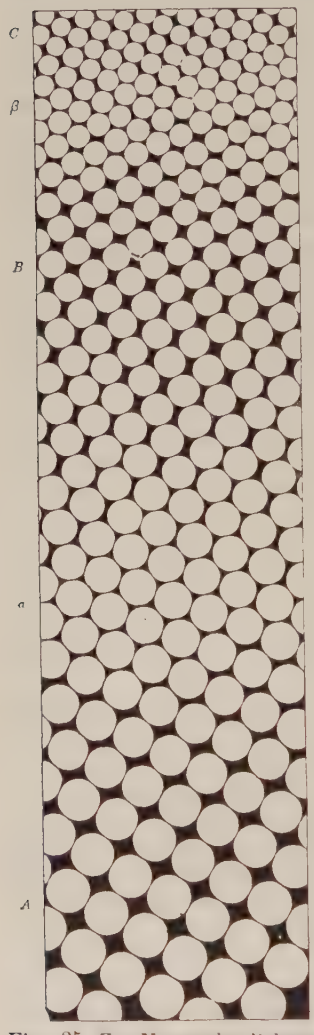


Fig. 35. Zur Veranschaulichung der Wirkung der allmählichen Gröfsenabnahme für kreisförmige Organe. Nach Schwendener.

Fig. 35 veranschaulicht die Wirkung allmählicher Gröfsenabnahme für kreisförmige Organe. Im untern Teile der Figur, bei A, stehen die 3er- und 5er-Zeilen in Kontakt und schneiden sich ungefähr rechtwinklig, ebenso bei B die 5er- und 8er-Parastichen, während bei C die 8er- und 13er-Zeilen sich berühren, aber noch unter schiefem Winkel aufeinander treffen. Dazwischen finden wir bei α und β die Übergangsstellungen, bei denen die Organe nach drei Richtungen in Kontakt stehen. Man sieht, wie der Reihe nach genau dieselben Stellungen und daher auch dieselben Divergenzen zu stande kommen, die wir bei der Verschiebung gleich grofser Organe infolge vorwiegenden Dickenwachstums kennen gelernt haben.

Wenn das Kleinerwerden der Organe sehr rasch erfolgt, so entstehen Gruppierungen, die eine besondere Betrachtung nötig machen. Je nach dem Grad der Gröfsenabnahme erhält man Anschlufsformen, die nach Schwendener als erste, zweite und dritte Übergangsfigur bezeichnet werden. Da jedoch Fälle der dritten Art im Pflanzenreich thatsächlich nur sehr selten vorkommen, so beschränken wir uns auf eine kurze Besprechung der beiden ersten Fälle. In Fig. 36 ist die erste Übergangsfigur wieder-

[1]) S. Schwendener, Über Scheitelwachstum und Blattstellungen. Sitzungsber. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 1885 p. 927.

gegeben. Es tritt in die durch die drei unteren Ellipsen gebildete Lücke ein Organ, welches zwei der Ellipsen berührt, während ein zweites Organ mit diesem und der dritten Ellipse in Kontakt steht. Bei der in Fig. 36 gewählten Numerierung hört somit der Kontakt auf den 5er-Zeilen auf, tritt dagegen auf den 13er-Zeilen

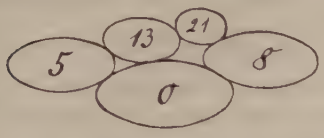


Fig. 36. Erste Übergangsfigur nach Schwendener.

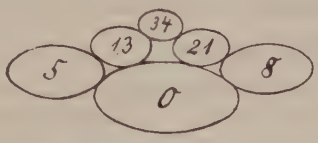


Fig. 37. Zweite Übergangsfigur nach Schwendener.

neu hinzu. Im Falle der zweiten Übergangsfigur, Fig. 37, befinden sich zwei Organe in der Lücke, ohne diese ganz auszufüllen, so dafs noch ein drittes Organ zwischen diese treten kann, ohne jedoch die unterste Ellipse zu berühren. Wie aus der Numerierung hervorgeht, hört in diesem Falle der Kontakt sowohl auf den 5er- als auch auf den 8er-Zeilen auf, kommt dagegen für die 13er und 21er neu zu stande. Das Vorrücken der Kontaktzeilen findet hier also mit Überspringen einer ganzen Stufe von Zwischenstellungen statt. Es schliefst sich gewissermafsen an die in Fig. 35 bei A gezeichnete Stellung sogleich die bei C an. Bemerkenswert ist es, dafs auch bei so rascher Gröfsenabnahme der Organe sich die Stellungsänderungen in dem Geleise der betreffenden recurrenten Reihe vollziehen.

Beispiele zu den geschilderten Verhältnissen liefern besonders die Kompositenköpfchen in der Region, wo sich die ersten Blüten an die Hüllblätter anfügen, sowie die Basen von Coniferenzapfen bei dem Anschlufs der Schuppen des Zapfens an die Brakteen des Stiels.

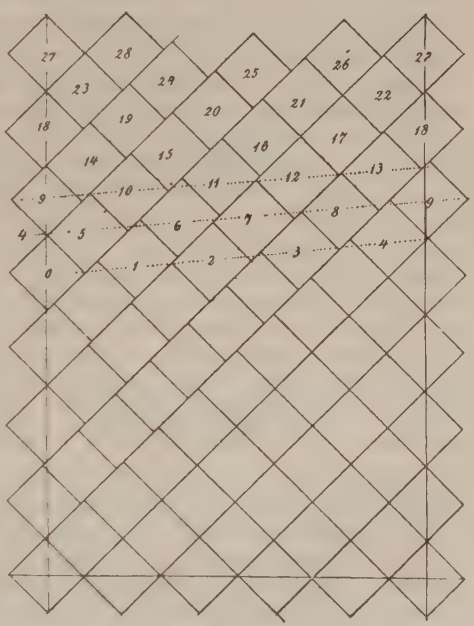


Fig. 38. Übergang fünfzähliger Quirle in Spiralstellung nach $\frac{2}{9}$, nach Beobachtungen an Araceenkolben schematisiert. Nach Schwendener.

Wir hatten uns bisher nur mit Spiralstellungen beschäftigt. Es erübrigt, noch einige Worte über Quirlstellungen hinzuzufügen. Wenn man von den relativ selten vorkommenden gedrehten Quirlen (système bijugué, trijugué etc. der Brüder Bravais) und einigen abweichenden Anordnungen innerhalb der Blüten absieht, kann als Regel bezeichnet werden, dafs die Glieder der einzelnen Quirle mit einander alternieren, d. h. dafs die Organe eines Kreises gerade in die Lücken zwischen den Gliedern des vorangehenden Kreises fallen. Die Kontaktzeilen verlaufen in diesem Falle nach beiden Seiten unter gleichem Winkel,

bilden also einen Dachstuhl mit gleich langen Sparren, der somit zu seitlichen Verschiebungen keinen Anlafs geben kann. Ein Wechsel der Stellung mufs dagegen eintreten, sobald sich die relative Gröfse der Organe in der Richtung einer Parastiche ändert. Verschiebungen dieser Art beobachtet man häufig an den Kolben von Araceen. In Fig. 38 ist ein solcher Fall in schematischer Weise wiedergegeben. Der untere Teil zeigt fünfzählige Quirle, der obere Spiralstellung mit der Divergenz $\frac{2}{9}$. Wie man sieht, ist hier die Zahl der Organe eines vollständigen Umlaufs um eins kleiner als die doppelte Gliederzahl eines vorangehenden Quirls. In analoger Weise wird durch entsprechende Zunahme der relativen Gröfse der Organe auf viergliedrige Quirle eine $\frac{2}{7}$-Spirale und allgemein auf n-gliedrige Quirle eine Spiralstellung mit der Divergenz $\frac{2}{2n-1}$ folgen. Wenn andererseits die relative Gröfse der Organe in der angegebenen Weise abnimmt, wird sich an viergliedrige Quirle eine Spiralstellung mit der Divergenz $\frac{2}{9}$, an fünfgliedrige mit der Divergenz $\frac{2}{11}$ und allgemein an n-gliedrige Quirle eine Spirale mit der Divergenz $\frac{2}{2n+1}$ anschliefsen. Häufig finden bei den Araceen die Gröfsenänderungen aber auch in unregelmäfsiger Weise statt, so dafs nach mancherlei Übergängen auch Spiralstellungen anderer Reihen auftreten.

Die Araceen können noch zur Erläuterung einer weiteren Ursache der Stellungsänderungen als Beispiele dienen, nämlich des sprungweisen Kleinerwerdens der Organe. Es folgen bei diesen Gewächsen bekanntlich auf die grofse stengelumfassende Spatha die relativ kleinen Blüten ohne alle Vermittelung. Da nun die Spatha meistens schief inseriert ist, so können die ersten Blüten, welche dicht oberhalb des Spathengrundes hervorsprieſsen, unmöglich einen vollständigen Quirl oder den ganzen Umlauf einer Spirale darstellen. Wir werden uns daher nicht wundern, wenn wir regelmäfsigen Stellungen überhaupt erst in einiger Höhe über dem Grunde begegnen. Auch ist die grofse Mannigfaltigkeit der Systeme, die sich an den Araceen-Kolben findet, nach der mechanischen Blattstellungstheorie durchaus verständlich. Die kleinen individuellen Abweichungen in Bezug auf Ansatz der Spatha und Gröfse der Blütenanlagen müssen bei der relativen Kleinheit derselben notwendigerweise die verschiedensten Stellungsverhältnisse einleiten.

Wenden wir uns jetzt zu den Eigentümlichkeiten, welche die Blattstellung bei der Verzweigung des Stammes darbietet. In dem selteneren Falle der dichotomischen Verzweigung, wie sie besonders bei den Lycopodiaceen zu beobachten ist, schliefsen sich die Blattanlagen der Gabelzweige unmittelbar an die des ungeteilten Zweiges an. Ist der Winkel, den die Gabelzweige miteinander bilden, ziemlich spitz, so dafs sich dieselben zunächst berühren, so kann natürlich an dieser Stelle keine Blattbildung eintreten. Infolgedessen entstehen hier Lücken in der Anordnung, die im einzelnen zu mancherlei Änderungen in der bisher verfolgten Stellung Anlafs geben können. Der Anschlufs vollzieht sich jedoch stets nach den Regeln der Juxtaposition.

Was sodann den häufigeren Fall der axillären Verzweigung anbetrifft, so ist zunächst klar, dafs der Scheitel einer zwischen Muttersprofs und Tragblatt eingekeilten Knospe in seitlicher Richtung im allgemeinen einen geringeren Druck als in medianer Richtung erleidet. Es ist daher durchaus

nicht überraschend, dafs die bei weitem häufigste Stellung der beiden ersten Blätter des Axillartriebs eine *laterale* ist, und erst die folgenden Blätter *median* oder mehr oder weniger schief gestellt sind. Bei resultierender Spiralstellung handelt es sich ferner um die Alternative, ob das dritte Blatt der Axillarknospe dem Tragblatte oder dem Stamm zugewandt hervorspriefse, sodann kommt die Verschiebung nach rechts oder links aus der Mediane in Betracht. Dafs die vordere und hintere Seite der Knospe im allgemeinen ungleichen Druckverhältnissen ausgesetzt ist, liegt teils schon in der Ungleichartigkeit der Organe, von welchen der Druck ausgeht, teils in der morphologisch gegebenen Wachstumsrichtung der Knospe begründet. Je nach Umständen wird also bei einer bestimmten Pflanze zuerst auf der Aufsenseite, d. h. zwischen Knospe und Tragblatt, bei einer anderen zuerst auf der Innenseite jenes Mafs von Druckverminderung eintreten, welches Bedingung der seitlichen Sprossung ist. Auch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dafs bei derselben Pflanze bald die eine, bald die andere Seite die günstigere ist. Da es selbstverständlich unmöglich ist, die Gröfse des Druckes, welchem die Knospe auf der Vorder- und Hinterseite ausgesetzt ist, dynamometrisch zu messen, so mufs man sich mit indirekten Anhaltspunkten zu behelfen suchen. Man wird sich daher besonders auf die extremen Fälle zu stützen haben, bei denen die verschiedenen Druckverhältnisse mit hinlänglicher Sicherheit übersehen werden können. Wenn die Wachstumsrichtung des Seitentriebs einen nahezu rechten Winkel mit der Hauptachse bildet, so wird schon sehr früh ein eigentlicher Kontakt zwischen dem Mutterstrahl und dem Stammscheitel der Axillarknospe aufhören, während derselbe offenbar mit dem Tragblatt noch längere Zeit bestehen bleibt. Es wird daher in diesem Falle das dritte Blatt notwendig auf die Innenseite fallen müssen. Und in der That nimmt bei allen Pflanzen, welche diesen Bedingungen genügen, das dritte Blatt ausnahmslos diese Stellung ein. Eine gröfsere Anzahl von Beispielen hierfür hat Schwendener besonders unter den *Coniferen* und *Crassulaceen* gefunden. Bei andern Pflanzen, deren Axillartriebe weniger senkrecht abgehen, zeigt sich dieses Verhalten, wie zu erwarten, nur stellenweise. Wenn die Axillarknospe in einem relativ spitzen Winkel aus dem Hauptstrahl hervorspriefst, so ist das dritte Blatt ausnahmslos dem Tragblatte zugewandt. Es ist diese Stellung für die grofse Mehrzahl der Dikotylen charakteristisch. Die *seitliche Abweichung* des dritten Blattes wird durch *Asymmetrie*verhältnisse des Blattwinkels bedingt. Als solche kommen hauptsächlich drei Momente in Betracht: 1. eine seitliche Verschiebung, welche das Tragblatt in Bezug auf die durch Stamm und Knospe gelegte Mediane darbietet, 2. eine schiefe

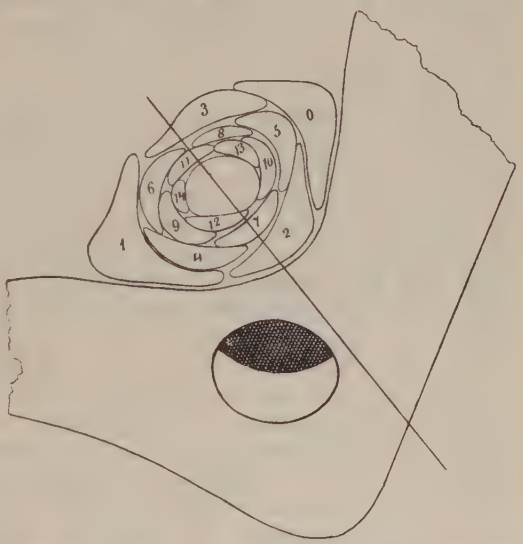


Fig. 39. Querschnitt durch eine Axillarknospe von Solidago canadensis nebst Tragblatt. Vergr. 45fach. Nach Schwendener.

Insertion des Tragblattes und 3. der ungleiche Druck, den bei spiraliger Stellung die Blattbasen der oberhalb des Tragblatts stehenden Blätter des Muttersprosses auf die Axillarknospe ausüben. Die beiden ersten Arten von Asymmetrie finden sich besonders häufig; dagegen ist der dritte Fall nur bei Coniferen, sowie an Blütenständen beobachtet worden. Um die Wirkung derartiger Asymmetrieverhältnisse an einem Beispiel näher zu verfolgen, betrachten wir Fig. 39, welche einen Querschnitt durch die Axillarknospe von Solidago canadensis nebst zugehörigem Tragblatt darstellt. Die Mitte des Tragblattes liegt deutlich links von der durch Stamm und Knospe gehenden Mediane (in der Figur durch die gerade Linie angegeben). Offenbar wird daher auch auf dieser Seite das Tragblatt auf die Knospe einen gröfseren Druck ausüben als auf die rechte Seite. Mithin mufs auf letzterer das dritte Blatt (in der Figur mit 2 bezeichnet) hervorsprieſsen. Auch das folgende, nach hinten fallende Blatt erscheint nach derselben Seite aus der Mediane verschoben. Wie man sieht, ist durch die Stellung des dritten Blattes die Wendung der Spirale vollkommen bestimmt; sie ist im vorliegenden Falle linksläufig. Bezüglich weiterer Einzelheiten mufs auf die Originalarbeiten[1]) verwiesen werden.

Übrigens wird das Zustandekommen und die Wendung der Blattspirale auch an den Sämlingsachsen durch Asymmetrieverhältnisse veranlafst[2]). So zeigen bei den Dikotylen häufig schon die beiden Kotyledonen kleine Abweichungen von der regelmäfsigen Opposition und veranlassen so bereits bei den ersten Laubblättern eine ausschlaggebende Anordnung. In anderen Fällen stehen dagegen die ersten Blätter in mehr oder weniger regelmäfsiger Decussation, und erst allmählich erleidet diese Anordnung durch kleinere Unregelmäfsigkeiten, wie sie bei organischen Gebilden ja stets zu beobachten sind, eine Störung. Es folgt dann häufig eine Anzahl von Blättern in völlig regelloser Stellung, bis allmählich eine bestimmte Spiralstellung resultiert.

Auch an Adventivzweigen ist die Stellung der ersten Blätter von mechanischen Verhältnissen abhängig. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung experimentelle Untersuchungen, die vom Verfasser an Weidenstecklingen ausgeführt wurden[3]). Beraubt man einen Salix-Steckling, nachdem er sich bewurzelt hat, aller Axillartriebe, so bilden sich meistens bald an den Schnittflächen Adventivsprosse. Man kann nun dadurch, dafs man den Wundflächen verschiedene Gestalt giebt, die Basis der Adventivknospen mehrfach variieren und so ihren Einflufs auf die Stellung der ersten Blätter experimentell ermitteln. Stets wird das erste Blatt an dem Orte des geringsten Widerstandes angelegt. Die Gründe für die Stellung der folgenden Blätter entziehen sich meistens einer genaueren Beurteilung. Sie stehen häufig durchaus regellos, und erst allmählich kommt, ähnlich wie an Sämlingsachsen, eine bestimmte Anordnung zu stande.

Dafs bei so wechselnden Übergängen relativ häufig Stellungen der Hauptreihe resultieren, ist teils von der relativen Gröfse der Organe, teils von der

---

[1]) S. Schwendener, Mechan. Theorie der Blattstellungen. p. 98 ff. — A. Weisse, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen. Flora 1889 p. 114—140. — Derselbe, Über die Wendung der Blattspirale und die sie bedingenden Druckverhältnisse an den Axillarknospen der Coniferen. Flora 1891 p. 58—70.

[2]) S. Schwendener, Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von Pinus. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, Sitzung v. 27. Juni 1879. — Bernh. Rosenplenter, Über das Zustandekommen spiraliger Blattstellungen bei dikotylen Keimpflanzen. Inaug.-Dissertation. Berlin 1890.

[3]) A. Weisse, Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Pringsh. Jahrbücher XXVI, 1894, p. 238 ff.

Basis abhängig, auf welcher sich das System aufbaut [1]). Es würde zu weit führen, sollte auf diese Frage hier näher eingegangen werden.

Dafs bei bestimmten Pflanzenarten regelmäfsig Spiralstellungen, bei anderen zweizeilige Anordnung oder quirlige Stellungen der Blätter zu beobachten sind, ist in erster Linie durch die Form- und Gröfsenverhältnisse der jungen Blattbasen bedingt [2]): Wachsen die Blattanlagen frühzeitig vorwiegend in die Breite, d. h. in quer-tangentialer Richtung zum Stammscheitel, so dafs sie mehr als die Hälfte desselben umfassen, bevor das folgende Blatt hervorsprieſst, so resultiert bei symmetrischer Ausbildung der beiden Blatthälften eine zweizeilige Anordnung. Findet andererseits das Wachstum der jugendlichen Blattanlagen vorwiegend in die Dicke, d. h. in radialer Richtung zum Stammscheitel, statt, so kommen im allgemeinen Stellungen in Blattpaaren und Quirlen zu stande. Die Zahl der Glieder jedes Quirls ist von der relativen Gröfse der Blattanlagen, sowie von den mechanischen Verhältnissen der Basis abhängig. So setzt z. B. die zweigliedrige Dekussation an Axillarsprossen verhältnismäfsig grofse Blattanlagen und ungefähr gleiche Druckverhältnisse auf der Stamm- und Tragblattseite des Blattwinkels voraus. Die Spiralstellungen endlich werden, wie ja bereits mehrfach zum Ausdruck kam, stets durch eine Asymmetrie eingeleitet, die entweder schon in der gegebenen Basis der betreffenden Axe vorhanden ist oder in ihrer weiteren Entwicklung in Wirksamkeit tritt. Das Dicken- und Breitenwachstum der jugendlichen Blattbasen pflegt in diesen Fällen von mittlerer Gröfse zu sein.

Die schönen Resultate, welche die mechanische Blattstellungslehre auf dem Gebiete der Blütenmorphologie [3]) aufzuweisen hat, müssen hier übergangen werden. Es handelt sich bei ihnen weniger um principielle Fragen als um interessante Einzelheiten, über die sich gerade aus diesem Grunde nicht in Kürze referieren läfst.

§ 3.

Dorsiventrale Sprosse.

I. Verschiedener Bau von Ober- und Unterseite.

Die Verschiedenheit von Rücken- und Bauchseite dorsiventraler Sprosse kann sich verschieden äufsern, zunächst darin, dafs die beiden Seiten verschieden gebaut sind, wie bei dem Thallus eines Lebermooses oder bei einem zweizeilig beblätterten Sprofs, an dem sämtliche Blattoberseiten nach oben, sämtliche Unterseiten nach unten gekehrt sind. In minder auffallendem Grade tritt die Dorsiventralität im Bau der Sprofsachsen beblätterter Sprosse auf, doch ist sie auch deutlich nachweisbar. Dies zeigt sich teils in der Gestalt, teils im anatomi-

[1]) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzungsber. der Berliner Akad. d. Wissensch. 1883 p. 750—755. — A. Weisse, Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Pringsh. Jahrb. XXVI, 1894, p. 256—266.

[2]) A. Weisse, a. a. O. S. 236—294.

[3]) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. p. 107—126. — K. Schumann, Blütenmorphologische Studien. Pringsh. Jahrb. XX, 1889, p. 349—426. — Derselbe, Neue Untersuchungen üb. den Blütenanschlufs. Leipzig 1890. — Derselbe, Morphologische Studien. Heft I. Leipzig 1892. — A. Weisse, Die Zahl der Randblüten an Kompositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Pringsh. Jahrbücher XXX, 1897, p. 453—483.

schen Bau. Die Achsen der blattähnlichen Sprosse von Phyllanthus lathyroides sind oben abgeflacht, wie viele Blattstiele, deren Bau sich auch der der Achsen mancher dorsiventralen Inflorescenzen anschliefst[1]). Ebenso zeigen sich die dorsiventralen Achsen von Hypnum splendens auf der Oberseite abgeflacht, betreffs des Verhaltens der Lycopodien ist das unten Mitzuteilende zu vergleichen. An den orthotropen Sprossen der Bäume ist der Holzkörper gewöhnlich radiär entwickelt. Plagiotrope Seitenäste zeigen sehr häufig die Erscheinung, die von C. Schimper[2]) als Epi- und Hyponastie bezeichnet worden ist: der Holzkörper wächst auf der nach oben oder der nach unten gekehrten Seite stärker in die Dicke, so dafs das Mark eine excentrische Lage erhält.

Es seien die Thatsachen für die plagiotropen Sprosse von Holzpflanzen (nach Wiesners Zusammenfassung) hier kurz erwähnt:

1. Die Coniferen sind hyponastisch.
2. Laubhölzer mit schwacher oder mangelnder Anisophyllie zeigen anfangs einen radiären, später einen epinastischen und schliefslich einen hyponastischen Holzkörper.
3. Bei Laubhölzern mit starker Anisophyllie tritt anfangs Hyponastie, dann Epinastie und schliefslich wieder Hyponastie ein.
4. Bei manchen Holzgewächsen (Lycium barbarum, Berberis vulgaris) bleiben die Achsen radiär.

Welche Ursachen es sind, welche die Epi- und Hyponastie bedingen, ist ganz unbekannt; klar ist nur, dafs der plagiotrope Wuchs die Veranlassung dazu giebt. Nicht allein im Holzkörper prägt sich die Erscheinung einer verschiedenen Förderung von Ober- und Unterseite aus, auch in anderen Wachstumsdifferenzen. Sehen wir ab von dem Verhalten der sekundären Rinde bei manchen Holzpflanzen, so ist hier zu nennen das verschiedene Verhalten des peripherischen Grundgewebes bei jungen Sprossen auf der Ober- und der Unterseite. Die kriechenden Sprosse von Nuphar luteum sind in der Endknospe radiär, werden aber später (wie in Abschnitt V gezeigt werden soll, unter dem Einflufs einseitiger Beleuchtung) dorsiventral und kriechen auf dem Boden. Die Blattnarben sind auf der Unterseite weit auseinander gerückt, auf der Oberseite nicht. Ähnlich, nur nicht so stark, ist es bei den Nadeln mancher Nadelhölzer (Fichte, Taxus u. a.), auch bei den plagiotropen Sprossen von Elatostemma und Goldfussia anisophylla.

II. Stellungsverhältnisse.

Zweitens äussert sich die dorsiventrale Ausbildung darin, dafs die Stellungsverhältnisse der Seitensprossungen auf den beiden Seiten verschieden sind. Als Rückenseite bezeichnen wir bei kriechenden, kletternden und schwimmenden Sprossen die Oberseite, die Unterseite als Bauchseite. Mit der Verschiedenheit dieser beiden Seiten hängt offenbar eine Eigentümlichkeit des Vegetationspunktes zusammen, die wir bei einer Anzahl dorsiventraler Sprossen aus den ver-

[1]) Vgl. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. d. bot. Instituts in Würzburg, herausgeg. von J. Sachs. Bd. II p. 430.

[2]) C. Schimper, Amtlicher Bericht der naturforsch. Versammlung in Göttingen 1854; Hofmeister, Allgemeine Morphologie p. 604; Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers etc. (Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin 1877); Wiesner, Untersuchungen über den Einflufs der Lage (Sitzungsber. der Wiener Akad. 1892). Wiesner hat statt der Ausdrücke Epinastie und Hyponastie Epitrophie und Hypotrophie vorgeschlagen, da die ersteren auch in anderem Sinne verwendet worden sind.

schiedensten Abteilungen des Pflanzenreichs antreffen, nämlich seine starke Einkrümmung oder Einrollung, eine Eigentümlichkeit, die zum Schutze des embryonalen Gewebes dient und sich in derselben Weise bei den Blättern der Farne, Droseraceen etc. findet. Fig. 40 giebt ein Beispiel eines solchen eingerollten Vegetationspunktes einer Alge (in noch stärkerem Maſse eingerollt ist der von Polyzonia jungermannoïdes); unter den Muscineen bieten Mastigobryum und Hypnum crista castrensis, unter den Gefäſskryptogamen Azolla, unter den Samenpflanzen Utricularia (die wasserbewohnenden Arten) Beispiele dafür.

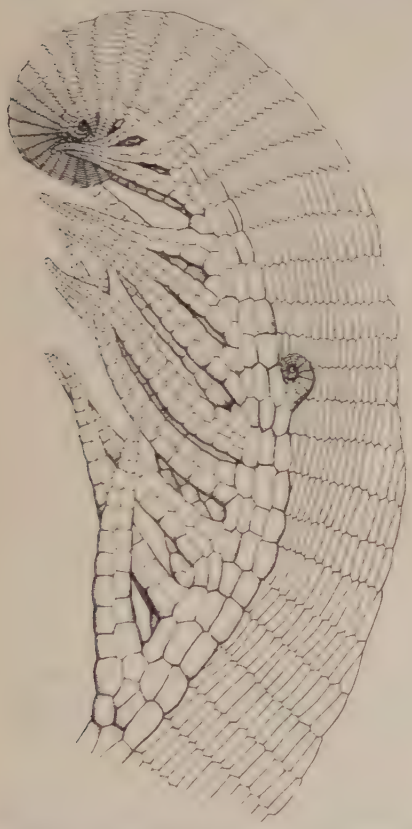


Fig. 40. Cliftonaea pectinata. Spitze eines der dorsiventralen Sprosse.

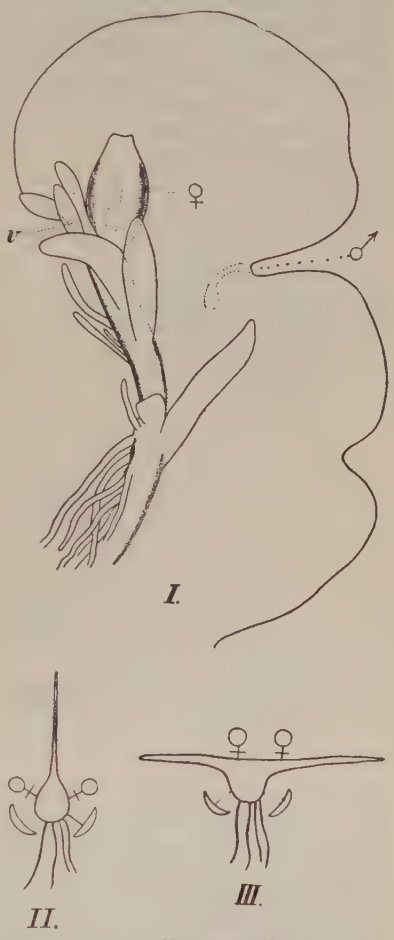


Fig. 41. *I* Riella Battandieri; oberer Teil eines Pflänzchens (vergr.). Bei ♂ Stelle eines (entleerten) Antheridiums, bei ♀ junges Sporogon; *v* Vegetationspunkt. *II* Schema von Riella. *III* Schema anderer thallosen Lebermoose (im Querschnitt der Thallus).

Meist läſst sich die Dorsiventralität vegetativer Sprosse in deutliche Beziehung zu den Lebensbedingungen, speciell der Lage der Organe, bringen, was aus den unten anzuführenden Beispielen ohne weiteres hervorgehen wird. Indes leuchtet eine solche Beziehung vorläufig noch nicht überall ein, was auf unserer unvollständigen Kenntnis der Lebensverhältnisse der betreffenden Pflanzen beruhen mag. Übrigens ist es

auch sehr wohl denkbar, dafs dorsiventrale Gestaltung aus „inneren“ Ursachen auftritt, ohne direkte Beziehung zur Aufsenwelt. Ein solcher Fall liegt vielleicht vor bei einigen Meeresalgen, bei denen wir freilich vielfach die Beziehung zur Umgebung noch sehr wenig kennen.

Rytiphloea pinastroides[1]) hat z. B. an den frei im Wasser befindlichen, nicht kriechenden Trieben dorsiventrale, schneckenförmig eingerollte Sprofsenden. Auf den Flanken stehen (gegen die konkave Seite hin) die Seitensprosse, auf der konvexen einfacher gebaute Kurztriebe („Blätter“). Diese, sowie die Einrollung schützen den Vegetationspunkt; ich mufs aber dahingestellt sein lassen, ob dies die einzige biologische Bedeutung der Dorsiventralität ist.

Die in Fig. 40 abgebildete Floridee zeigt die eine Seite als Flügel ausgebildet; offenbar steht

Fig. 42. Thuya occidentalis. Schema der Zweigstellung an einem Seitensprofs: die ersten Äste dritter Ordnung stehen auf der der Hauptachse zugewandten Seite der Äste zweiter Ordnung.

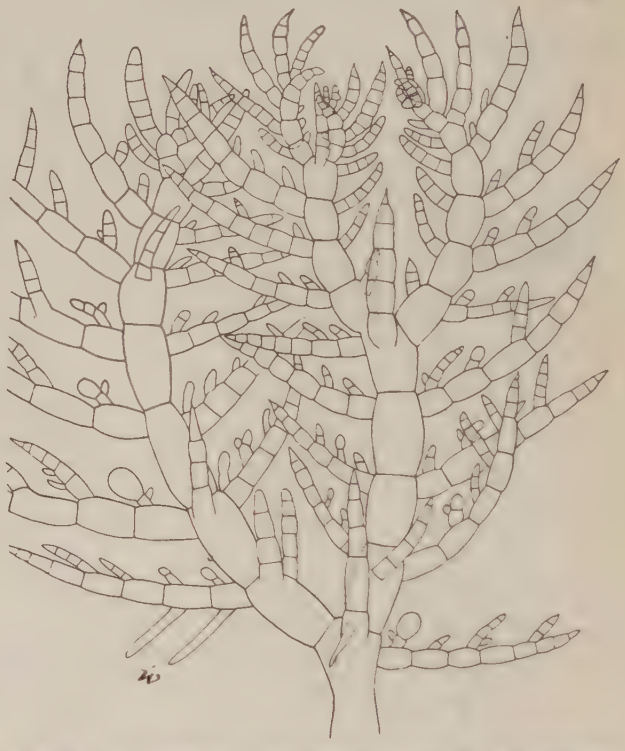


Fig. 43. Antithamnion (Pterothamnion) Plumula. Thallusstück, stark vergr. (Erklärung im Text.) Die kleinen, eigentümliche Inhaltskörper einschliefsenden Zellchen sind absichtlich weggelassen.

derselbe vertikal in Profilstellung. Eine merkwürdige Parallelbildung damit zeigt die Lebermoosgattung Riella (Fig. 41). Auch hier sind die Sprosse eigentlich dorsiventral, aber die Rückenseite ist nicht wie sonst bei dorsiventralen Lebermoosen flach, sondern als Flügel — also gleichfalls in Profilstellung — ausgebildet (Genaueres im spez. Teile). Und auch bei Blättern finden wir ganz ähnliche Vorgänge: die Blattfläche von Fissidens und Iris entspricht dem Flügel von Cliftonaea und Riella.

[1]) Vgl. darüber und einige andere analoge Fälle: Ambronn, Über einige Fälle von Bilateralität bei den Florideen. Botan. Zeitg. 1880 p. 160.

Bei Seitensprossen (und seitlichen Gliedern überhaupt) tritt sehr häufig eine dorsiventrale Ausbildung auf, die in bestimmter Beziehung zum Hauptsprosse steht, ohne daſs es bis jetzt möglich wäre, diese Beziehung anders als rein äuſserlich — räumlich — festzustellen. Fig. 42 zeigt ein einem Einzelfall nachgebildetes Schema der Verzweigung eines Sprosses von Thuya occidentalis. Es erhellt, daſs jeder Seitensproſs zunächst dorsiventral ist, insofern seine ersten 3—5 Auszweigungen nur auf der dem Muttersproſs zugekehrten Seite auftreten, später stehen sie abwechselnd an den beiden Kanten, und zwar ist bei dieser anfänglich einseitigen Stellung weder an eine Beeinflussung durch Schwerkraft, noch durch Licht zu denken. Ganz Ähnliches findet sich bei manchen

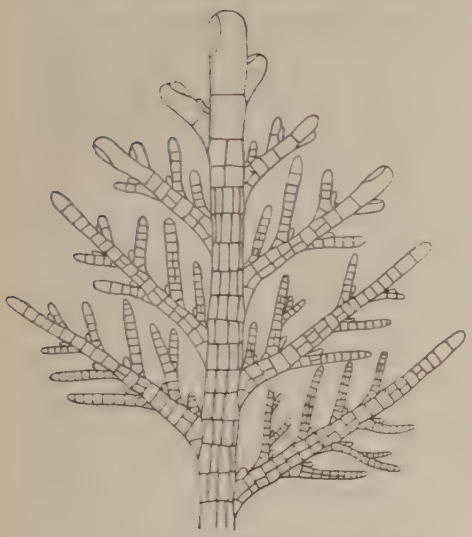


Fig. 44.

Fig. 44. Spitze eines Langtriebes von Halopteris filicina. Vergr.

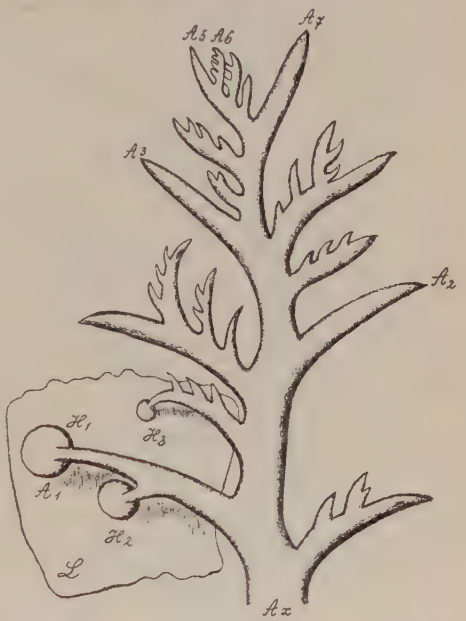


Fig. 45.

Fig. 45. Plocamium coccineum (vergr.). Die Seitenäste stehen immer nur auf einer Seite, der Wuchs ist sympodial. Bei H_1, H_2, H_3 Haftscheiben, mittelst deren die Pflanze sich an einer anderen Alge (L) festgehaftet hat.

Algen (vgl. z. B. Fig. 44 von Halopteris filicina [1]), die untersten Seitenäste jedes primären Astes sind der Hauptachse zugekehrt, die folgenden alternieren; ferner Fig. 46 von Euptilota (wo die äufsere Seite bevorzugt ist), und vielen Blättern. Wie noch zu betonen sein wird, ist ein Nutzen dieser Stellung insofern vorhanden, als bei Entwicklung der Zweige auf beiden Seiten eine Deckung derselben und somit eine Beeinträchtigung ihrer Funktion stattfinden würde, über das ursprüngliche Zustandekommen ist damit aber noch nichts ausgesagt. Besonders auffallend ist

[1]) Bei Stypocaulon fand Geyler (Zur Kenntnis der Sphacelarieen. Pringsh. Jahrbücher IV, 2) bei den Ästen erster Ordnung den ersten Ast zweiter Ordnung in 44 Fällen 8mal nach aufsen, 36mal nach innen gerichtet, so daſs hier zwar eine bedeutende Bevorzugung der inneren Seite, aber keine absolute Konstanz in der Stellung des ersten Astes ersichtlich ist. — Vgl. auch Berthold, Beitr. zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. XIII.

der in Fig. 43 abgebildete Fall von Antithamnion Plumula. Wir sehen hier Langtriebe und Kurztriebe (vgl. S. 29), die Kurztriebe stehen einerseits in der Ebene des Papiers (und diese bilden das eigentliche Gerüst der Pflanze), anderseits auch oben und unten, die letzteren sind aber in viel geringerer Anzahl vorhanden und dienen, wie es scheint, nur noch zum Schutze der jugendlichen Teile, da sie namentlich an der Stelle sich finden, wo ein seitlicher Langtrieb sich bildet. Die Langtriebe zeigen nun zunächst, dafs die Auszweigungen auf der Aufsenseite gefördert sind, auf den Innenseiten dagegen zurückbleiben, während jeder Kurztrieb nur auf der der Hauptachse zugekehrten Seite Auszweigungen hervorbringt. Auch die in Fig. 46 abgebildete Alge zeigt von dem Langtrieb unten rechts deutlich eine Förderung der Aufsenseite.

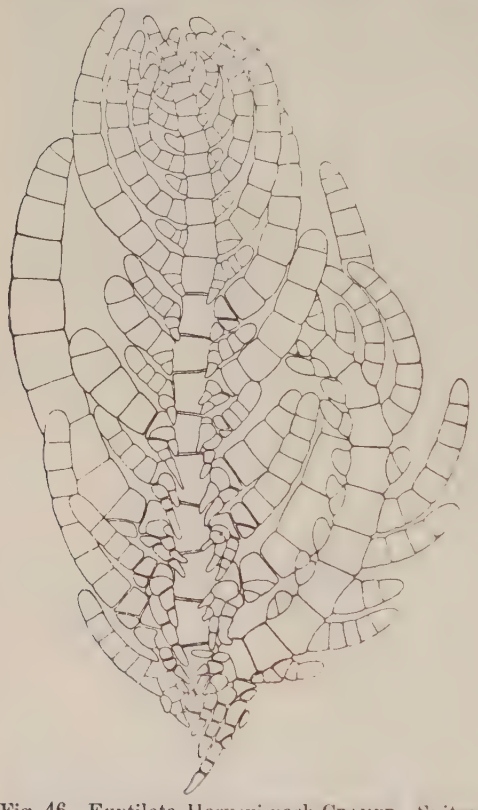


Fig. 46. Euptilota Harveyi nach Cramer. Spitze eines Langtriebes. An jedem Gliede stehen zwei (ungleich grofse) Kurztriebe. Unten rechts hat sich ein Langtrieb entwickelt, dessen Seitenäste auf der der Hauptachse zugewendeten Seite im Wachstum zurückbleiben.

Wenn uns nun auch, wie erwähnt, die nächsten bewirkenden Ursachen dieser Erscheinungen unbekannt sind, und man ähnlich wie bei der Gliederung vieler Blätter (vgl. unten) zunächst nur wird sagen können, dafs dadurch eine der vielen möglichen Konstruktionen zweckmäfsiger Raumausnützung erreicht wird, so erscheint es doch nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, dafs hier offenbar Beziehungen vorliegen, die bei niederen wie bei hochstehenden Pflanzen in derselben Weise wiederkehren, und die schon deshalb zu eingehenderer Prüfung auffordern.

Im folgenden sollen nun die wichtigeren Formen dorsiventraler Ausbildung besprochen werden. Eine strenge Trennung nach Kategorien ist kaum durchführbar, die folgende Einteilung soll also lediglich von äufserlicher Bedeutung sein.

1. Kriechende und kletternde Sprosse;
2. dorsiventrale Seitensprosse;
3. Anisophyllie.

Die letztere Gruppe wird nur wegen ihrer weiten Verbreitung getrennt behandelt, denn Anisophyllie findet sich einerseits bei dorsiventralen Zweigen, anderseits auch bei kriechenden und kletternden Hauptsprossen. Eine andere Eigentümlichkeit mancher dorsiventraler

Sprosse, das Auftreten asymmetrischer Blätter, wird bei Besprechung der Symmetrieverhältnisse der Blätter zu behandeln sein.

A. Kletternde und kriechende Sprosse.

Die Dorsiventralität derselben äussert sich zunächst darin, dafs die Wurzeln sich auf der Bauchseite, der dem Lichte abgekehrten, sich finden, wie dies schon an einem Lebermoos-Thallus oder einem Farnprothallium deutlich hervortritt und ebenso bei vielen höheren Pflanzen. Die Beziehung dieser Erscheinung zum Lichte wird später zu erörtern sein (Abschnitt V). Eine zweite Stufe spricht sich darin aus, dafs bei dorsiventralen Sprossen die „Tendenz" herrscht, die Blätter auf die Oberseite zu rücken, während die Seitensprossen auf den Flanken bleiben. Dies tritt in merkwürdiger Übereinstimmung bei Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise auf. Wie so oft können wir auch hier zwei Fälle unterscheiden: entweder es erfolgt diese Organstellung wirklich im Verlauf der Einzelentwicklung, oder sie geschieht schon von vornherein am Vegetationspunkt.

Fig. 47. Caulerpa prolifera. Habitusbild. Die kriechende Sprofsachse (*a*) trägt oben die Blätter (*b*), unten die Wurzeln (*r*). Lehrb.

Für den ersten Fall sind zwei Beispiele von bilateralen Sprossen (mit zweizeiliger Blattstellung) anzuführen. Monstera deliciosa (eine Aroïdee) besitzt kletternde Sprosse. Die Blätter derselben werden (hauptsächlich durch Torsion der Sprofsinternodien) so nach der Rückenseite hingeschoben, dafs sie scheinbar oft nur eine Blattzeile bilden. Ähnlich ist es bei den kriechenden Sprossen von Acorus und Butomus. Der von Butomus umbellatus hat eine aufrechte Endknospe, in welcher die Blätter zweizeilig, die Anlagen der Seitenknospen vor der Blattmitte stehen. Am niederliegenden Teile des Rhizomes aber stehen die Blätter auf der Rückenseite in zwei einander sehr genäherten Reihen, die Bauchseite scheint von Blattinsertionen fast ganz entblöfst, sie trägt nur Wurzeln, und die Seitenknospen stehen am unteren Blattende auf den Flanken.

Ganz ähnlich ist die Organstellung in der zweiten Kategorie von Fällen. Die Siphonee Caulerpa prolifera besitzt einen kriechenden Stamm, der auf seiner Unterseite Wurzeln, auf seinen Flanken Zweige, auf seiner Rückenseite Blätter trägt. Ebenso verhält sich die Floridee Herposiphonia, bei welcher auf der Rückenseite zwei Reihen Blätter, auf den Flanken Seitensprosse, auf der Bauchseite Wurzeln stehen; damit vollständig übereinstimmend sind die Stellungsverhältnisse bei den kriechenden Stämmen der Farne Marsilia und Pilularia.

Andere kriechende Farnstämme, wie die von Lygodium palmatum, Polypodium Heracleum, P. quercifolium[1]), haben die rückenständigen Blattzeilen so genähert, dafs sie wie eine einzige aussehen, während bei Polypod. taeniosum auf der Rückenseite allein die in Parastichen geordneten Blätter dicht gedrängt stehen.

Die von Klein untersuchten Keimpflanzen von Polyp. Heracleum zeigten zweizeilige Blattstellung (mit einer Divergenz der Blattzeilen von etwa 45° auf der Rückenseite), so dafs also an ihnen die Dorsiventralität weniger scharf ausgeprägt ist als an den älteren Pflanzen, welche einzeilige oder nahezu einzeilige Blattstellung haben. Bei allen diesen Farnen ist die Dorsiventralität schon im Vegetationspunkt bestimmt, beruht also nicht auf nachträglicher Verschiebung.

Die Seitensprosse dieser Farne stehen den Flanken genähert. Ganz analoge Stellungsverhältnisse finden sich unter den Phanerogamen bei den Begoniaarten mit dickfleischigen kriechenden Stämmen. Auch die dem Substrat angeschmiegten Podostemaceen zeigen vielfach dorsiventrale Ausbildung[2]), und andere Beispiele werden sonst noch gelegentlich im Verlaufe der Darstellung zu erwähnen sein (z. B. das von Nuphar luteum oben Angeführte). Indes genügen die erwähnten Thatsachen, um zu zeigen, wie weit verbreitet dorsiventrale Ausbildung bei kriechenden resp. kletternden Sprossen von Pflanzen aus den verschiedensten Ver-

Fig. 48. Querschnitte zweier flacher, dorsiventraler, auf Baumrinden kriechender Farnstämme. *I* Acrostichum scandens. *II* Polypodium Schomburgkianum.

wandtschaftskreisen ist. Dafs das erörterte Stellungsverhältnis dasjenige ist, welches als das vorteilhafteste zu bezeichnen ist, ist klar. Die Blätter werden am einfachsten, ohne Drehungen u. s. w., an das Licht gelangen, wenn sie der Oberseite der kriechenden oder kletternden Sprosse genähert sind, für die Wurzeln ist die Stellung auf der Unterseite die beste, und da die sämtlichen Sprosse dem Substrat angedrückt sind, ist auch die Flankenstellung der Zweige teleologisch ohne weiteres verständlich.

Manche kriechenden und kletternden Sprofsachsen zeigen eine mehr oder minder grofse Abflachung. Die Ursachen derselben sind nicht untersucht, möglicher Weise ist (wenigstens in manchen Fällen) das Licht dabei beteiligt; es sei besonders auf die im Abschnitt V anzuführenden Beispiele hingewiesen, wo bei Wurzeln eine Abflachung unter dem Einflufs des Lichtes erfolgt, und dadurch dorsiventrale Struktur bedingt wird. In manchen Fällen erfolgt bei Sprofsachsen und Wurzeln eine Abflachung auf der dem Substrate anliegenden Seite offenbar dadurch, dafs die betreffenden Teile schon in jugendlichem plastischem Zustande

[1]) Vgl. betreffs der angeführten Polypodiumarten L. Klein, Bau und Verzweigung einiger dorsiventral gebauter Polypodiaceen. Nova acta Acad. Leop. Carol. Bd. XLII Nr. 7. Halle 1881.

[2]) Vgl. darüber die Angaben von Warming und siehe S. II p. 331 ff..

sich dem Substrate anpressen (sei es infolge von negativem Heliotropismus oder von anderen Ursachen). Ich habe auf diese Erscheinung bei manchen Orchideenluftwurzeln hingewiesen[1]), sie ist aber auch z. B. bei Farnstämmen wahrscheinlich vorhanden, so bei Acrostichum scandens (wo auch die Lichtseite abgeflacht ist, Fig. 48); bei manchen, wie dem mit flach krustenförmigen Sprofsachsen ausgerüsteten Polypodium Schomburgkianum (Fig. 48. *II*), dürfte die Abflachung eine erblich gewordene sein, die krustenförmigen Sprofsachsen bieten hier den Wurzeln Schutz.

B. Dorsiventrale Ausbildung der Seitensprosse.

Wenn an einem orthotropen Hauptsprofs sich Seitensprosse ausbilden, so erlangen diese sehr häufig statt der radiären eine dorsiventrale Ausbildung. Es kann dies in sehr verschiedenem Grade und auf verschiedenem Wege erfolgen. Der Vorgang läfst sich unter folgende Gesichtspunkte bringen:

1. Veränderung der Stellung der Blätter; diese erfolgt
   a. durch Änderung der Blattinsertion,
   b. durch Drehung der Internodien oder der Blattbasis,
   c. von vornherein im Vegetationspunkt;
2. verschiedene Ausbildung der Blätter auf Ober- und Unterseite des Sprosses (Anisophyllie) (häufig mit den unter 1. angeführten Vorgängen zusammen vorkommend);
3. Ausbildung der Seitenzweige nur oder doch vorzugsweise auf den Flanken der Sprosse.

Es genügt, einige Beispiele anzuführen.

1a. Die sämtlichen Sprosse unserer Eichenarten[2]) (Quercus pedunculata und Qu. sessiliflora) sind radiär nach $^2/_5$ beblättert; die Seitensprosse sind dorsiventral, die Insertion der Blätter nämlich ist bei ihnen nicht quer, sondern geneigt zur Längsachse des Sprosses, ähnlich, nur nicht so stark wie bei den zweizeiligen Sprossen von Tilia, Fagus etc. (Fig. 49). Betrachtet man einen Zweig von oben, so steht an den Blättern auf der linken Seite der linke, auf denen der rechten der rechte Rand tiefer als der andere. Blätter, die genau oben inseriert sind, zeigen vielfach quere Einfügung (der Grad der schiefen Einfügung variiert übrigens auch bei den Seitenblättern sehr). Diese oberen Blätter sind auch mit fast gleichen Blatthälften versehen, während die anderen verschieden ausgebildete Blatthälften haben; auch die unten näher zu besprechende Erscheinung der Anisophyllie ist bei den Seitensprossen der Eiche schon bemerkbar, die also von vollständig radiärer Anlage im Verlaufe der Entwicklung zur (freilich nicht stark hervortretenden) dorsiventralen Ausbildung übergehen.

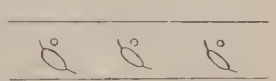


Fig. 49. Schema der Blatt- und Seitensprofsinsertion an dorsiventralen Zweigen von Tilia, Fagus etc.

1b. Bei Seitensprossen werden vielfach die Blattinsertionen in eine (annähernd horizontale) Ebene gebracht durch Internodiendrehung. Sämtliche Blattoberseiten sind dabei dem Lichte zugekehrt[3]). So besonders

[1]) Siehe S. II p. 351.
[2]) Vgl. Wigand, Der Baum p. 45; Möhl, Morphol. Untersuchungen über die Eiche.
[3]) Vgl. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzenteilen etc. Leipzig 1870.

auffallend bei Sträuchern, deren Blätter in zweizähligen gekreuzten Quirlen stehen (Arten von Lonicera, Philadelphus, Deutzia), aber auch bei solchen mit zerstreuter Blattstellung z. B. Spiraeaarten. Ich habe früher schon darauf hingewiesen[1]), dafs, wenn sonst orthotrope Sprosse bei schwacher einseitiger Beleuchtung plagiotrop werden, sie dieselbe Erscheinung aufweisen, d. h. also durch Drehung der Internodien eine Blattfläche rechtwinklig zum Lichteinfall freistellen; dies zeigt Gentiana asclepiadea, wenn sie an Waldrändern wächst, besonders deutlich; aber auch bei vielen anderen Pflanzen läfst sich dieselbe Erscheinung beobachten. Dafs in anderen Fällen die Drehung, welche die Blattflächen annähernd in eine Ebene bringt, durch die Blattbasen selbst ausgeführt wird (wie bei der „Scheitelung" der Tannennadeln), ist für das schliefsliche Resultat ohne Bedeutung. Bei den Nadelhölzern, welche diese mit der Nichtausbildung von Internodien im Zusammenhang stehende Erscheinung zeigen, tritt mit besonderer Deutlichkeit auch in der Verzweigung der dorsiventrale Charakter der Seitensprosse hervor. Die Zweige höherer Ordnung entspringen ausschliefslich oder doch vorzugsweise den Flanken der Seitensprosse, und dadurch kommen die flachen Verzweigungssysteme zu stande, wie jedermann sie von den Ästen, z. B. der Tannen, kennt. Obwohl die Beeinflussung der Gestaltung durch äufsere Faktoren erst in einem anderen Kapitel zu besprechen sein wird, so möchte ich hier doch auf den lehrreichen Unterschied in dem Verhalten der Fichte[2]) und der Tanne hinweisen. Bei der Tanne werden die Seitenknospen an den horizontalen Ästen alle von vornherein nur auf den Flanken angelegt (gelegentlich treten bei A. pectinata und anderen Abiesarten solche auch auf der Zweigunterseite auf); bei der Fichte zeigen bei kräftigen, frei stehenden, also allseitig beleuchteten Exemplaren die oberen Seitensprosse des Hauptstammes eine radiäre Anordnung der Zweige, die unteren nur die flankenständigen und teilweise die auf der Aufsenseite entwickelt. Dafs dies durch Verkümmerung der beschatteten (auf der Zweigoberseite entstandenen) Zweige geschehen ist, zeigt die Thatsache, dafs, soweit ich gesehen habe, bei im Schlufs stehenden Fichten auch an den oberen Seitenzweigen nur flankenständige Verzweigung eintritt. Auch hier also sehen wir wieder, dafs bei der einen Pflanze (der Fichte) durch äufsere Einflüsse ein Gestaltungsverhältnis zu stande kommt, das bei anderen von vornherein vorhanden, erblich ist.

Als eine Art Übergang von 1a zu 1b kann das Verhalten von Vaccinium Myrtillus betrachtet werden, das ich in folgender Weise fand[3]).

Die Keimpflanzen der Heidelbeere bilden zunächst einen orthotropen, radiären Sprofs, dessen Laubblätter in einer Divergenz stehen, die ich nicht näher bestimmt habe, die aber etwa $^3/_8$ s betragen dürfte. Dieser Sprofs ist von begrenztem Wachstum, seine Endknospe verkümmert. An ihm treten Seitensprosse auf, die teils als Ausläufer in den Boden eindringen, und dann nur Niederblätter entwickeln, teils zu oberirdischen

[1]) Zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitg. 1880.

[2]) Vgl. auch H. Spencer a. a. O. p. 136.

[3]) Vgl. darüber auch Hofmeister, Allgem. Morphologie p. 627, von dessen Angaben meine Befunde mehrfach abweichen. Vor allem kann ich nicht zugeben, dafs die Blätter „aller oberirdisch sich bildenden Laubknospen in zweizeiliger Anordnung angelegt werden". Dafs dies nicht zutrifft, es vielmehr auf die Stellung der Knospen im Gesamtaufbau ankommt, zeigt schon das Verhalten des orthotropen, radiären Keimsprosses. Man vergleiche den ganz analogen, unten näher zu schildernden Fall von Lycopodium complanatum.

Sprossen sich gestalten, die ebenso wie die Ausläufer radiär sind und begrenztes Wachstum haben. Die Ausläufer treten nach einiger Zeit über die Erde und verhalten sich dann orthotrop. Erst die Seitensprosse höherer Ordnung werden plagiotrop und zweizeilig beblättert und bringen ihrerseits Sprosse hervor, die sich ebenso verhalten. Untersucht man aber eine derartige später zu einem zweizeilig beblätterten Sprosse auswachsende Knospe, so zeigt sich, dafs die Blattstellung erst allmählich in die zweizeilige übergeht, und dafs die beiden Blattzeilen vielfach

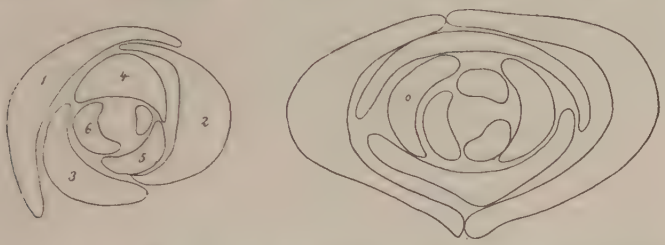


Fig. 50. Vaccinium Myrtillus. Links Querschnitt durch die Endknospen eines unterirdischen Ausläufers, rechts Querschnitt einer Achselknospe, die sich an dem plagiotropen Spross einer verdunkelten Pflanze entwickelt hat; die Blattstellung ist nicht zweizeilig.

Unregelmäfsigkeiten aufweisen. Zunächst kommen rechts und links an der Seitenknospe die „Vorblätter" (Fig. 51), welche, mit einem Rande mit einander verwachsend, die Knospe einhüllen. Dann folgen zwei ebenfalls als Schutzorgane dienende (und dementsprechend bei der Entfaltung der Knospen abfallende) Blätter, die ebenso gestellt sind, wie an den Knospen radiärer Sprosse, nämlich mit der Medianebene der zwei Blattzeilen annähernd gekreuzt. Die Figuren zeigen, wie die zweizeilige Stellung bei den späteren Blättern ganz oder annähernd erreicht

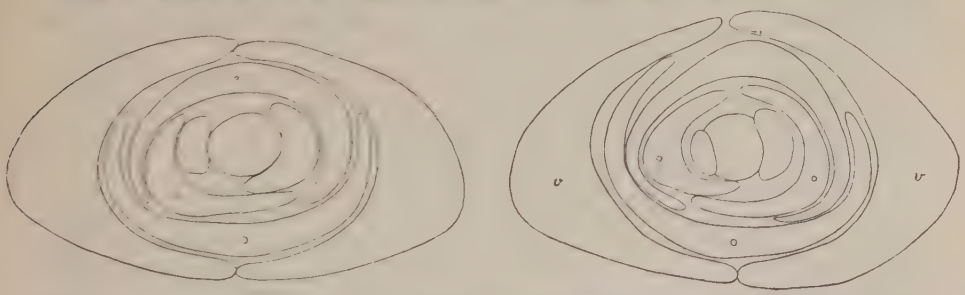


Fig. 51. Vaccinium Myrtillus. Querschnitt zweier Seitenknospen, an denen nach den vier ersten Blättern zweizeilige Stellung eintritt.

wird. Und zwar geschieht dies nicht, wie man meinen könnte, und auch ich früher vermutet habe[1]), durch Internodiendrehung, sondern durch

[1]) Vgl. Entwicklungsgeschichte p. 145. — Was die Richtung der plagiotropen Heidelbeersprosse betrifft, so sind sie, wenn das Licht von oben einfällt, annähernd horizontal. Am Waldesrand, bei einseitiger Beleuchtung, findet man sie auch aufrecht, ihre „Oberfläche" dem Lichte zugewendet. Hier sei noch erwähnt, dafs der umgekehrte Fall, dafs nämlich aus einer $^1/_2$-Stellung der Blätter eine radiäre ($^2/_5$) Stellung hervorgeht, gleichfalls vorkommt. Es ist dies der Fall bei Liriodendron tulipifera, wo die Blätter in den Knospen nach $^1/_2$, am entfalteten Sprofs nach $^2/_5$ geordnet sind. Vgl. Eichler in Sitz.-Ber. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg XXII.

eine allmähliche Vergrößerung der Divergenz der neu entstehenden Blätter. Wäre nämlich das erstere der Fall, so könnten die jüngsten Blätter nicht, wie dies öfters sich nachweisen läßt, einander annähernd gegenüber stehen. Es handelt sich also um eine Beeinflussung des Vegetationspunktes selbst, welche zur Änderung der Blattstellung führt, die übrigens nicht in allen Knospen gleichmäßig vor sich geht und wahrscheinlich durch das Licht bedingt wird. (Vergl. Fig. 50, rechts.)

In anderen Fällen ist eine direkte Änderung der Blattstellung im Verlaufe der Einzelentwicklung nicht nachweisbar oder doch in den zu erwähnenden Fällen nicht nachgewiesen. Ehe auf Einzelbeispiele eingegangen wird, sei nur hervorgehoben, daß bei Seitensprossen zweierlei in Betracht kommt: einerseits ihre plagiotrope Stellung, andererseits ihre unter dem Einfluß des Hauptsprosses und ihrer Lage zum Erdradius erfolgende schwächere Ausbildung überhaupt, die an und für sich schon, ganz abgesehen von der Dorsiventralität, zu einer Verminderung der Blattzeilen führen kann. Von hierher gehörigen Beispielen seien genannt: Bei Castanea vesca stehen die Blätter an den Keimsprossen (der Hauptachse) und kräftigen Stockausschlägen nach $^2/_5$, bei den Seitensprossen nach $^1/_2$. Bei den Keimpflanzen von Corylus Avellana nach $^1/_3$, und schon die Seitenknospen dieser Achsen zeigen zweizeilig angeordnete Blattstellung. Kräftige Triebe der Haselnuß (wie sie an der Basis der Sträucher sich nicht selten bilden) werden orthotrop und zeigen dann radiäre Blattstellung (nach $^1/_3$). Arten einer und derselben Gattung können sich übrigens verschieden verhalten. Bei unseren einheimischen Birken sind alle Sprosse mit spiralig gestellten Blättern besetzt, bei Betula lenta und B. nigra[1]) dagegen nur der orthotrope Hauptsproß, die Seitensprosse sind zweizeilig beblättert; ebenso verhält sich Alnus viridis. (Über Alnus glauca vergl. Hofmeister. Vergl. Morph. p. 609 und 610). Analoge Fälle von succulenten Pflanzen, die besonders lehrreich sind, werden in dem Kapitel über Schwerkraftswirkung zu besprechen sein.

Denken wir uns bei den soeben besprochenen Bäumen die radiäre Hauptachse nur auf das Keimstadium beschränkt, so erhalten wir das oben erwähnte Verhalten von Carpinus, Ulmus, Tilia u. a., die späterhin nur noch aus zweizeilig beblätterten Seitensprossen bestehen. Wenn man das Verhalten einer Anzahl verwandter Pflanzen vergleicht, so liegt es nahe, die radiäre Blattstellung als die primäre, die zweizeilige als die unter dem Einfluß der seitlichen Stellung bei manchen Pflanzen zu stande gekommene zu betrachten; sehen wir doch innerhalb einer und derselben Gattung (Betula) die Seitenäste bei den einen Arten zweizeilig, bei anderen radiär beblättert, und in der Gattung Corylus läßt sich gleichfalls eine Steigerung wahrnehmen, wenn wir Corylus Colurna mit radiärem orthotropem Hauptstamm vergleichen mit Cor. Avellana, wo die zweizeiligen plagiotropen Sprosse überwiegen, das Extrem bilden dann, wie schon erwähnt, Formen, bei denen die radiäre Ausbildung auf den Keimsproß beschränkt ist, alle anderen ausgeprägt dorsiventralen Charakter zeigen.

[1]) Vgl. Döll, Flora von Baden p. 527. Von krautartigen Pflanzen sei hier noch die Commelynee Callisia delicatula angeführt, deren Hauptachsen nach $^2/_5$, deren Seitenachsen nach $^1/_2$ beblättert sind. Die Seitenachsen zeigen ihren dorsiventralen Charakter auch dadurch, daß die Blätter auf der Unterseite genähert und schief sind. (Vgl. Kolderup-Rosenvinge, Undersogelser over ydret Faktorers Indflydelse etc. Kjöbenhavn 1888 S. 57.) Ähnlich verhalten sich andere Commelyneen, so Cyanotis Kewensis Clarke.

Dieser tritt bei Corylus, Carpinus, Fagus, Ulmus, Tilia[1]) hervor, auch in der Stellung der Blätter und Seitenknospen. Die beiden Blattreihen stehen einander nicht gegenüber, sondern sind auf der Unterseite der Sprofsachse einander genähert. Die Blattinsertionen verlaufen ferner nicht quer zur Längsachse der Sprosse, sondern schief (Fig. 49), und zwar so, dafs dadurch die Blattoberseite schon schief nach oben gerichtet ist, so dafs es nur noch einer Drehung von etwa 45° an der Blattstielbasis bedarf, um die Blattfläche horizontal (resp. parallel der Längsachse des Zweiges) zu stellen.

Die Seitenknospen aber sind nicht vor der Blattmitte, sondern oberhalb derselben, dem oberen Nebenblatt des Tragblattes genähert, eingefügt, ganz wie bei so vielen anderen dorsiventralen Sprossen.

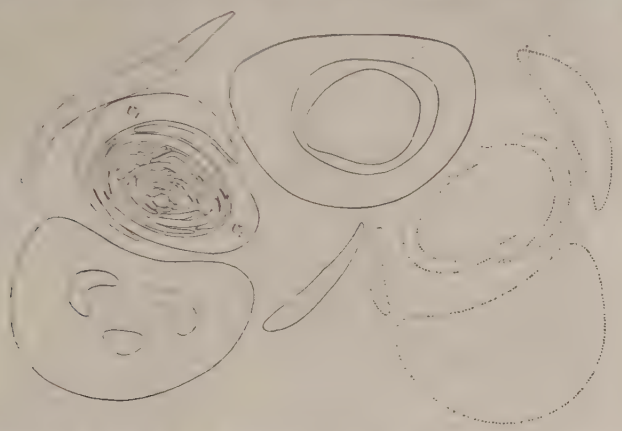


Fig. 52. Querschnitt durch eine Sprofsachse von Tilia parvifolia. Links ein Blatt mit Achselsprofs getroffen. v_1, v_2 dessen Vorblätter; rechts (punktiert) der Querschnitt eines weiteren Blattes mit Achselsprofs angedeutet. Die Blätter konvergieren aber nicht so stark nach unten, wie dies hier in übertriebener Weise angenommen worden ist.

Nicht selten nehmen die Seitensprosse blattähnlichen Habitus an und stimmen mit den Blättern namentlich auch darin überein, dafs sie begrenztes Wachstum besitzen und wie Blätter von der Hauptachse abgegliedert werden. Sehen wir ab von den im speciellen Teile zu besprechenden Phyllocladien, so ist hier als Beispiel anzuführen das Verhalten einiger Phyllanthusarten[2]). Wie die in Fig. 53 abgebildete Art, Ph. mimosoides zeigt, sind hier scheinbar doppelt gefiederte Blätter vorhanden, ähnlich wie bei manchen Leguminosen, worauf auch die Artbenennung (ebenso bei Phyll. lathyroides u. a.) hindeutet. In Wirklichkeit haben wir aber Zweige mit zweizeilig gestellten Blättern vor uns, wie schon die Thatsache zeigt, dafs an ihnen die Blüten stehen. Die Hauptachse und die stärkeren Seitenachsen sind spiralig beblättert, tragen aber keine Laubblätter, sondern nur Schuppen, in deren Achseln dann die

[1]) Auch Aristolochia Clematitis führt Hofmeister (a. a. O. p. 609) unter den Pflanzen an, bei denen die Blätter lotrecht wachsender Achsen nach der Divergenz $^2/_5$, an den von der Vertikale abgelenkten Sprossen aber zweizeilig angeordnet sind. Ich kenne die Keimpflanzen von Ar. Clematitis nicht. Bei den adventiv an den Wurzeln entstehenden orthotropen Sprossen aber finde ich von Anfang an die Blattstellung $^1/_2$.

[2]) Vgl. Dingler, Die Flachsprosse der Phanerogamen. I. Heft: Phyllanthus. München 1885.

Seitensprosse stehen. Wie mir das Experiment bei Phyll. lathyroïdes gezeigt hat[1]), lassen sich die zweizeiligen Sprosse, solange sie noch ganz jung sind, in radiäre umbilden, eine Thatsache, welche mit dafür spricht, dafs sie aus radiären hervorgegangen sind; es findet also hier wie bei Vaccinium Myrtillus eine Beeinflussung des Vegetationspunktes der Seitensprosse statt.

Fig. 53. Gipfel einer Pflanze von Phyllanthus mimosoides, schief von oben gesehen. Die radiäre Hauptachse der Pflanze ist scheinbar besetzt mit doppelt gefiederten Blättern. In Wirklichkeit sind diese zweizeilig verzweigte, blattähnliche Sprofssysteme; die Blätter sind einfach.

Es giebt also, wie die angeführten Beispiele zeigen, alle Uebergänge von radiären zu dorsiventralen Seitensprossen. Bei manchen Pflanzen sind die Seitensprosse noch radiär, die Dorsiventralität wird ihnen im Verlaufe der Entwicklung aufgeprägt. Bei anderen ist sie

[1]) Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitz.-Ber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss., math.-physik. Klasse, 1896.

schon im Vegetationspunkt vorhanden, und diese können meist auch künstlich nicht mehr in die radiäre Form übergeführt werden (vgl. den Abschnitt über Regeneration). Korrelationsverhältnisse (im weitesten Sinne) und die Einwirkung äufserer Kräfte spielen bei dieser Differenzierung eine Rolle. Mehrfach hat auch, und zwar offenbar durch Anpassung, die Hauptachse selbst von vornherein einen dorsiventralen Charakter angenommen. So beim Epheu, dessen kletternde oder kriechende Sprosse zweizeilig beblättert sind, während die vom Substrat sich abhebenden Sprosse, welche die Blüten tragen, radiär sind. Sie stellen offenbar das ursprüngliche Verhalten dar.

2. Anisophyllie. Unter Anisophyllie versteht man die Thatsache, dafs an plagiotropen Sprossen auf den verschiedenen Seiten Blätter verschiedener Gröfse (und verschiedenen Gewichtes) auftreten. Meist sind die auf der Oberseite stehenden Blätter kleiner als die auf der Unterseite befindlichen, jedoch kommt auch das Umgekehrte vor.

Die Anisophyllie ist eine Erscheinung, die in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen wiederkehrt und innerhalb eines und desselben Verwandtschaftskreises, ja innerhalb ein und derselben Gattung oft in verschieden hohem Grade auftritt. Es wird deshalb lehrreich sein, sie an einigen, verschiedenen Verwandtschaftsgruppen entnommenen Beispielen zu verfolgen. Allen diesen Beispielen ist gemeinsam, dafs es sich ausschliefslich um plagiotrope Sprosse handelt, und dafs die Anisophyllie an denselben auftritt als ein Anpassungscharakter, der in deutlicher Beziehung zur Richtung des Sprosses, speciell zum Lichte steht. Damit soll nicht gesagt sein, dafs das Licht der bedingende Faktor bei allen Erscheinungen der Anisophyllie sei, denn wie in dem Kapitel über die Einwirkung äufserer Faktoren zu zeigen sein wird, braucht ein Gestaltungsverhältnis nicht von dem Faktor abhängig zu sein, an den es angepafst ist. Das für Selaginella unten anzuführende Beispiel wird zeigen, dafs Anisophyllie an einer Pflanze infolge besonderer Umstände auftreten kann, während gewöhnlich die Sprosse isophyll sind.

Historisches. Die auffallende Ungleichheit in der Beblätterung mancher Dikotylen ist seit lange bekannt und hat bei einigen Arten, z. B. Goldfussia anisophylla, Anlafs zur Artbenennung gegeben; die Gebrüder Bravais haben z. B. auf diesen Fall hingewiesen, und Weddell hat in seiner Monographie der Urticaceen trefflich die Anisophyllie von Elatostemma etc. besprochen. Auf die Anisophyllie von Seitensprossen bei Pflanzen mit dekussierten Blättern, sowie auf den Zusammenhang der Anisophyllie höherer Pflanzen mit den äufseren Faktoren, speciell dem Lichte, hat wohl zuerst Herbert Spencer 1865 aufmerksam gemacht. Er sagt (a. a. O. p. 138): „Eine verwandte Wahrheit, welcher dieselbe Bedeutung zukommt, tritt uns entgegen, wenn wir die relativen Gröfsen der Blätter von einem und demselben Zweige ins Auge fassen, wo ihre Gröfsen überhaupt verschieden sind. Fig. 205 stellt einen Zweig einer Rofskastanie dar, der vom untersten Saume des Baumes genommen wurde, wo das Licht beinahe allen Blättern, mit Ausnahme der am weitesten vorgestreckten, zum gröfsten Teil entzogen war. Nicht nur, dafs hier die Blätter bilateral an diesem nach unten gewendeten Zweige verteilt sind[1]), statt symmetrisch

[1]) Spencer meint damit offenbar, dafs bei dem betreffenden Sprofs (durch Drehung die Blattzeilen) nicht horizontal und vertikal, sondern diagonal standen.

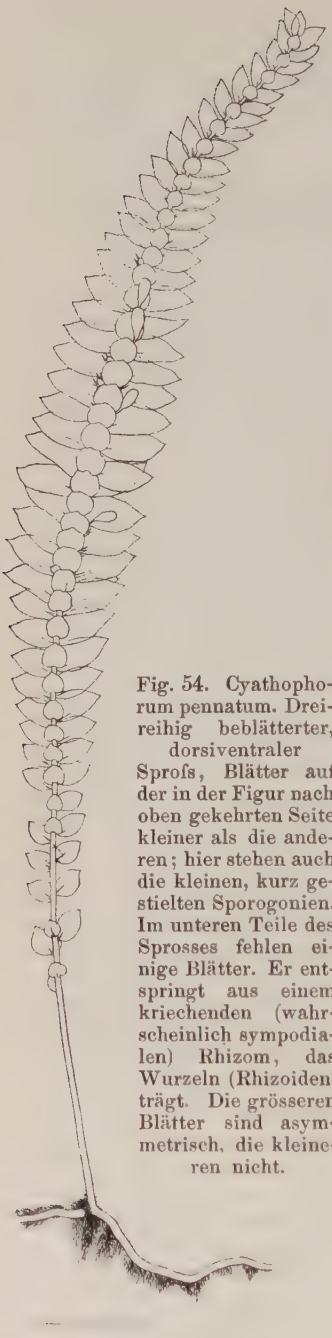


Fig. 54. Cyathophorum pennatum. Dreireihig beblätterter, dorsiventraler Sprofs, Blätter auf der in der Figur nach oben gekehrten Seite kleiner als die anderen; hier stehen auch die kleinen, kurz gestielten Sporogonien. Im unteren Teile des Sprosses fehlen einige Blätter. Er entspringt aus einem kriechenden (wahrscheinlich sympodialen) Rhizom, das Wurzeln (Rhizoiden) trägt. Die grösseren Blätter sind asymmetrisch, die kleineren nicht.

ringsum sich anzuordnen, wie dies an einem der aufwärts wachsenden Sprosse der Fall ist; sondern wir haben auch die Thatsache zu bemerken, dafs eine verschiedenartige Ausbildung an der obern und untern Seite zu stande kommt. Jedes der zusammengesetzten Blätter bekommt nämlich einen Blattstiel und Nebenblättchen (— d. h. vielmehr Fiederblättchen —), welche um so gröfser sind, je beträchtlicher die ihm zugängliche Lichtmenge ist; je weiter wir daher gegen den Fufs des Baumes herabsteigen, desto gröfsere Gegensätze zeigen die zusammengehäuften Blätter."

Später ist namentlich durch Hofmeister[1]), Wiesner[2]) und Frank[3]) die Aufmerksamkeit auf die Anisophyllie gelenkt worden. Die Bezeichnung stammt von Wiesner her, indes ist seine Definition zu enge, wenn er (Untersuchungen über den Einflufs der Lage etc. S. 38) sagt: „Diese Erscheinung spricht sich darin aus, dafs an geneigten Sprossen die oberseits gelegenen Blätter eine geringere Masse und ein geringeres Volumen besitzen, als die unteren, während die seitlichen ein intermediäres Verhalten zeigen." Denn es können auch die nach unten gekehrten Blätter die kleineren sein, wie dies bei den beblätterten Jungermannieen und Lycop. complanatum der Fall ist. Über die Ursachen der Anisophyllie vgl. Abschnitt V). Dafs es sich bei habituell anisophyllen Sprossen um photoplagiotrope handelt, habe ich zuerst für einige besonders auffallende Beispiele festgestellt. (Botanische Zeitung 1880 S. 839 ff., Über einige Fälle von habitueller Anisophyllie).

Es sollen aus verschiedenen Gruppen einige Beispiele für Anisophyllie angeführt werden.

A. Laubmoose.

Die meisten Laubmoossprosse sind orthotrop und isophyll, von den plagiotropen sind einige isophyll, z. B. die plagiotropen Hypnumarten. Die plagiotropen Laubsprosse (die Blütensprosse sind orthotrop) von Mnium undulatum (Fig. 28 u. 29) zeigen meist eine Andeutung von Anisophyllie insofern, als die auf der Oberseite stehenden Blätter etwas kleiner sind, als die anderen. Indes tritt dies Verhältnis nur wenig ausgeprägt auf, sehr auf-

[1]) Allgem. Morphologie der Pflanzen 1868.

[2]) Wiesner, Beobachtungen über den Einflufs der Erdschwere etc. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 58. 1868.

[3]) Frank, Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzenteile. Botan. Zeitung 1868.

fallend aber ist die Anisophyllie bei Cyathophorum, Racopilum und Hypopterygium. Ein Blick auf die Abbildung von Cyathophorum pennatum (Fig. 54) genügt, um dies zu erkennen. Nach den Angaben in der Litteratur[1]) sind die grösseren Blätter auf der dem Lichte zugewendeten Seite inseriert, die kleineren auf der Unterseite, wie bei den Lebermoosen. Die grösseren Blätter von Cyathophorum und noch mehr die von einigen Hypopterygiumarten (z. B. Hypopt. fuscolimbatum) sind asymmetrisch, wie die mancher dorsiventralen Sprosse höherer Pflanzen. Sie werden also durch die Blattnerven in zwei ungleich grofse Hälften geteilt, von denen die kleinere die gedeckte ist, was wieder dafür spricht, dafs die kleineren Blätter auf der Schattenseite liegen. Indes, da mir nur getrocknetes Material vorlag, so kann ich nicht mit Sicherheit sagen, ob das immer so ist.

B. Lebermoose.

Sehr auffallend tritt die Anisophyllie und ihre Beziehung zur Dorsiventralität und zum plagiotropen Wuchs bei den beblätterten Jungermannieen (den „akrogynen") hervor. Die Stämmchen derselben wachsen dem Substrat angeschmiegt (bei sehr schwachem Lichte werden sie, wie ich mich überzeugt habe, positiv heliotropisch), seltener sind schief aufsteigende Formen, wie Mastigobryum.

Die Sprosse haben drei Reihen von Blättern, zwei seitliche und eine, aus viel kleineren, bei manchen Formen äufserst reduzierten Blättern bestehende untere, die der Amphigastrien. Diese Blätter gehen hervor aus den Segmenten einer „dreiseitig pyramidalen" Scheitelzelle, welche die eine ihrer Flächen dem Substrate zukehrt. Dabei ist charakteristisch, dafs bei denjenigen Formen, welche entwickelte Unterblätter (Amphigastrien) besitzen, die Projektion der Scheitelzelle ein gleichseitiges Dreieck darstellt; bei denjenigen, welche reduzierte oder gar keine Amphigastrien haben, ist die Grundlinie des Dreiecks kleiner als dessen Seiten. Die ausgeprägtere Dorsiventralität kommt hier also schon im Bau des Vegetationspunktes zum Ausdruck. Die Seitenblätter sind ursprünglich quer zur Längsachse der Sprosse inseriert, später werden sie so verschoben, dafs sie ihre Oberseite nach oben kehren und schief oder annähernd in der Längsachse der Sprosse inseriert sind. Dies geschieht indes, soweit meine Erfahrung reicht, nur bei solchen Formen, bei denen die Blätter als flache Platten entwickelt sind. Wo die Blätter in Form von Zellreihen auftreten (z. B. Jungermannia trichophylla, Arachniopsis), unterbleibt die Verschiebung. Dafs es sich dabei um einen Vorgang handelt, der die Blätter in die günstige Lichtlage bringt, ist ohne weiteres klar, und er wird nach meinen Untersuchungen auch direkt bei manchen Arten durch das Licht bedingt. Dabei zeigt sich häufig an den Seitenblättern eine asymmetrische Ausbildung — der „Unterlappen" ist kleiner als der Oberlappen — während dies bei den Amphigastrien, deren Insertion nicht verändert wird, und ebenso bei den nicht aus ihrer zum Stengel queren Lage verschobenen Seitenblättern unterbleibt. Über die Blattbildung an den Sexualsprossen, bei denen die Anisophyllie häufig verschwindet, ist der specielle Teil zu vergleichen. Dafs die dorsiventrale Ausbildung der vegetativen Sprosse als eine zu dem Lichte in direkter Beziehung stehende zu betrachten ist, zeigt schon eine vergleichende Betrachtung. Die von der Lichtquelle hinwegwachsenden (also nicht plagiotropen), als „Wurzelträger" funktionierenden

[1]) Z. B. C. Müller, synopsis muscorum frondosorum Vol. II p. 3.

Sprosse von Mastigobryum trilobatum haben drei Reihen gleich grofser quer inserierter Blätter. Schneidet man dieselben ab und läfst sie im Lichte weiter wachsen, so gehen sie in die gewöhnlichen, stark anisophyllen Sprosse über. Auch andere Beispiele zeigen, dafs die Anisophyllie bei den dorsiventralen Lebermoosen offenbar eine sekundäre Anpassungserscheinung ist (was auch für die phylogenetische Betrachtung dieser Gruppe von Bedeutung ist). Es sei nur eines noch genannt. Calypogeia Trichomanes besitzt dorsiventrale, dem Boden angeschmiegte Sprosse mit sehr kleinen, öfters auch verkümmerten Amphigastrien. Diese Sprosse werden orthotrop, wenn sie Brutknospen erzeugen. Sofort werden die Amphigastrien gröfser, sie bleiben hinter den Seitenblättern kaum mehr zurück, während sie vorher von diesen um ein Vielfaches übertroffen wurden. Die wenigen isophyllen Jungermannieen (Calobryum, Haplomitrium) sind orthotrop; es scheint aber, nach früher von mir gemachten Wahrnehmungen, dafs Calobryum unter Umständen plagiotrop und im Zusammenhang damit auch anisophyll werden kann, ähnlich wie dies für eine Selaginellaart unten anzuführen sein wird.

C. Gefäfskryptogamen.

Bei den Filicinen und Equisetinen sind Beispiele von Anisophyllie nicht bekannt, was bei den Equisetinen nicht wunder nehmen kann, da bei ihnen die Blätter als Assimilationsorgane nicht in Betracht kommen, und die Anisophyllie, wie wir sahen, stets zu der vom Lichte abhängigen Assimilationsthätigkeit in Beziehung steht. Die Erscheinung der Heterophyllie, wie sie bei manchen Formen sich findet und später näher zu besprechen sein wird, gehört nicht hierher, da es sich dabei um eine qualitative, nicht um eine quantitative Verschiedenheit der Blattbildung handelt[1]). Wohl aber sind einige Lycopodinen hier zu nennen. In der Gattung Lycopodium finden sich plagiotrope, kriechende Sprofsachsen (z. B. bei L. clavatum, inundatum), die zwar betreffs der Blattgröfse keine Dorsiventralität zeigen, wohl aber in der Anordnung der Teile ihrer Leitbündelstränge und in der Entwicklung der Rinde[2]), während die orthotropen Sprosse von L. Selago auch in dieser Beziehung radiär ausgebildet sind.

Anisophyllie tritt dagegen auf im Verwandtschaftskreis von L. complanatum (L. complanatum, alpinum). Es seien zuerst die Symmetrieverhältnisse, wie ich sie bei L. complanatum fand, geschildert. Die Pflanze besitzt eine unterirdisch kriechende Hauptachse, von der aus Seitensprosse begrenzten Wachstums an das Licht treten. Die unterirdischen Teile sind — was zu betonen bei Gefäfskryptogamen nicht überflüssig ist — chlorophyllos. Die oberirdischen Sprosse — namentlich die Auszweigungen höherer Ordnung — sind stark abgeflacht und

[1]) Dies ist wenigstens in den typischen Fällen so; auch die Anisophyllie kann aber, wie die unten zu erwähnenden Urticaceen zeigen werden, sich bis zu qualitativen Verschiedenheiten der Blätter steigern.

[2]) Vgl. Hegelmaier (Botan. Zeitg. 1872 p. 776): Der Rindenkörper entwickelt sich auf der Lichtseite zu abgerundeten, aber doch deutlichen, von den Blattinsertionen herablaufenden Leisten (d. h. die Blattpolster sind hier entwickelt), während er auf der Schattenseite glatt ist, die Blattpolster also nicht hervortreten. Dasselbe, nur in viel ausgesprochenerem Mafse, ist auch bei den ausgeprägt dorsiventralen Sprossen von L. Chamaecyparissus, wie weiterhin gezeigt werden soll, der Fall. Die Lycopodiumarten bieten ein sehr lehrreiches Beispiel dafür, dafs verwandte Formen verschieden stark auf äufsere Gestaltungsreize reagieren können. Dafs in der That solche hier in Betracht kommen, ergiebt sich aus meinen unten anzuführenden Untersuchungen für L. complanatum.

ausgeprägt dorsiventral und anisophyll. Es sind an ihnen vier Blattreihen vorhanden (an stärkeren Ästen mehr, vgl. unten), eine obere, zwei seitliche und eine untere. Die seitlichen Blätter, denen zusammen mit ihrem Blattpolster (dem mit der Sprofsachse „verwachsenen" Teile der Blattbasis) die Assimilationsarbeit fast allein zukommt, sind nicht nur gröfser als die oberen und unteren Blätter, sondern auch anders geformt. In ihrem oberen Teile wie die Blätter der beiden anderen Reihen flach, werden sie nämlich in ihrem unteren Teile kielförmig (Fig. 56, *I*), mit anderen Worten, sie zeigen in ihrer Gestaltung eine Annäherung an die Ausbildungsform der Blätter von Fissidens. Dabei ist der in das Blattpolster sich fortsetzende Kiel auf der Oberseite viel chlorophyllreicher als auf der Unterseite; dafs diese Gestaltung der Seitenblätter geeignet ist, ohne Drehung derselben den Sprofs zu einem flachen, blattähnlichen Assimilationsorgan zu machen, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Die Blätter der Ober- und der Unterseite sind gleichfalls unter sich verschieden. Die letzteren sind kleiner, sie spielen bei der Assimilation keine Rolle, sie sind bleich und ohne hervortretende Blattpolster, die ersteren dagegen chlorophyllreich und mit hervortretendem Blattpolster versehen, so dafs durch diese hervortretenden Blattpolster eine, wenn auch nicht beträchtliche Vergröfserung der assimilierenden Fläche herbeigeführt wird. Im Vegetationspunkt tritt die Verschiedenheit in der Ausbildung der Blätter übrigens noch nicht hervor, doch macht sich die Ungleichheit von Ober- und Unterblättern schon frühzeitig geltend (Fig. 56, *1*).

Fig. 55. Lycopodium complanatum. Dorsiventraler Sprofs, links von der Licht-, rechts von der Schattenseite. Etwas ($1^1/_2$fach) vergröfsert.

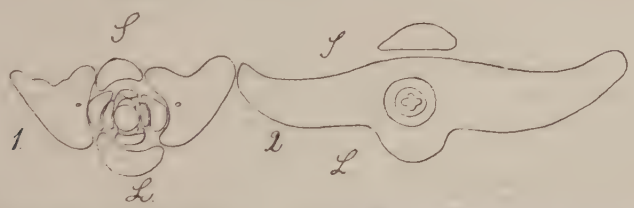


Fig. 56. Lycopodium complanatum. Querschnitte durch einen dorsiventralen Sprofs höherer Ordnung: *1* an der Spitze, *2* weiter unten. *S* Schattenseite, *L* Lichtseite.

Weit verschieden von der Gestaltung dieser Assimilationssprosse ist die der unterirdischen. Diese sind radiär, mit spiraliger Blattstellung versehen, von (annähernd) cylindrischem Querschnitt, mit Blättern, die alle gleich ausgebildet sind, und einem Gefäfsbündelkörper, der gleichfalls radiär ist, während der der dorsiventralen Sprosse bilateral symmetrisch ist (vgl. Fig. 56, *2*). Auch die Verzweigung erfolgt an den unterirdischen Sprossen im Gegensatz zu den oberirdischen nicht in einer Ebene. Zwischen den beiden Sprofsformen giebt es indes

alle Übergänge. Die über den Boden sich erhebenden Sprosse gewinnen nämlich ihre Dorsiventralität und Anisophyllie erst allmählich. Ursprünglich sind sie radiär, mit vielzeiliger Blattstellung. Sie flachen sich dann auf der Lichtseite ab, bleiben aber auf der Schattenseite noch gewölbt, und die am Rande stehenden Blätter nehmen jetzt schon Kielform an. Die Dorsiventralität spricht sich auch darin aus, dafs die Verzweigung nur in einer Ebene erfolgt. An diesen in ihrem oberen Teile schon dorsiventralen Sprossen stehen dann als Seitensprosse höherer Ordnung die oben geschilderten, stark dorsiventralen, deren Blattanordnung auch eine andere ist. Die Dorsiventralität ist hier, wie meine Untersuchungen gezeigt haben, bedingt durch das Licht und ebenso die Anisophyllie. Lehrreich ist das allmähliche Zustandekommen beider Erscheinungen und die Thatsache, dafs Sprosse höherer Ordnung auf den bedingenden äufseren Faktor stärker reagieren als die direkten Seitenzweige des „Rhizoms". Zugleich ist es von erheblichem Interesse, zu sehen, wie innerhalb eines Verwandtschaftskreises, desjenigen der Lycopodinen, das Problem, einen vierzeilig beblätterten Sprofs zu einem plagiotrop-dorsiventralen, anisophyllen zu machen, auf ganz verschiedene Weise gelöst wird. Denn die Selaginellen bedienen sich dazu ganz anderer Mittel. Bei Lycop. complanatum haben wir ge-

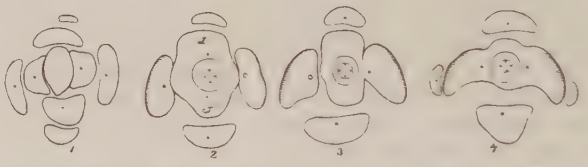


Fig. 57. Lycopodium alpinum. Querschnitte durch einen Sprofs auf verschiedener Höhe (*1* am höchsten, *4* am tiefsten). Die Lichtseite *L* ist nach oben, die Schattenseite *S* nach unten gekehrt; bei *2*—*4* ist die Stelle der Blattpolster, welche am chlorophyllreichsten ist, durch Schraffierung angedeutet.

sehen, dafs die vierzeilige Blattstellung durch Reduktion entstand. Ob bei den Selaginellen auch ein derartiger Vorgang stattgefunden hat, bleibe dahingestellt, da wir es hier zunächst mit den thatsächlichen Verhältnissen zu thun haben. Jedenfalls müfste die Reduktion bei den vierzeilig beblätterten Selaginellen dann nur im Verlauf der Phylogenese, nicht dem der Ontogenese erfolgt sein. Die Verschiedenheit in der Erreichung desselben Zieles zeigt uns aber wieder, dafs bei allen Anpassungen nicht nur die Einwirkung der Aufsenwelt, sondern namentlich auch die durch die stoffliche Beschaffenheit der Pflanze bedingte Art und Weise, wie sie auf diese Einwirkung antwortet, in Betracht kommt. Zugleich liefern uns die verschiedenen Lycopodium-Arten ein Beispiel dafür, wie verschieden selbst innerhalb einer Gattung die Empfänglichkeit für die Einwirkung äufserer Faktoren sein kann. Die plagiotropen Sprosse von L. annotinum u. a. sind nur schwach dorsiventral in Bezug auf die Entwicklung der Rinde und des Leitbündelkörpers. Bei L. alpinum steigert sich die Dorsiventralität und nähert sich schon sehr von L. complanatum. Die Blattpolster sind auch hier auf der Lichtseite stärker entwickelt als auf der Schattenseite (vgl. Fig. 57) und die Blattpolster der Seitenblätter stark abgeflacht und dorsiventral. Die Seitenblätter selbst aber sind noch nicht so verändert wie bei L. complanatum; sie sind der Hauptsache nach flach und

erfahren nur in ihrem unteren, in das Blattpolster übergehenden Teile eine Art Drehung (vgl. Fig 57) und werden hier auch schwach kielförmig. Die auf der Schattenseite stehenden Blätter sind hier kräftiger entwickelt als bei L. complanatum. Bei den kriechenden Sprossen von L. inundatum — die nur schwach dorsiventral sind — sind übrigens die auf der Sprofsunterseite stehenden Blätter auch kleiner als die übrigen und oft chlorophylllos.

Selaginella. In der umfangreichen[1]) Gattung Selaginella finden sich isophylle und anisophylle Arten. Erstere bilden bei weitem die Minderzahl. Die grofse Mehrzahl ist ausgezeichnet durch den Besitz von in vier Reihen stehenden Blättern, wobei die zwei dem Lichte zugekehrten Blattreihen viel kleiner sind als die „Unterblätter". Von besonderem Interesse ist nun, dafs es eine Form giebt, die offenbar je nach äufseren Umständen bald isophyll, bald anisophyll vorkommen kann.

Es ist dies S. sanguinolenta, welche ich, aufmerksam gemacht durch eine Notiz von Spring (Monographie des Lycopodiacées), näher untersucht habe. Es besitzt diese an steinigen und, der Blattanatomie nach zu schliefsen, wenigstens zeitweilig trockenen Standorten[2]) wachsende Art aufrecht wachsende Sprosse mit vier Reihen anliegender, derber Blätter, die alle von gleicher Gröfse und quer zur Längsachse der Sprosse inseriert sind (Fig. 58). Aufser diesen kommen aber noch Sprosse vor, bei denen Anisophyllie eingetreten ist, wenn auch nicht in so hohem Grade, wie bei anderen Selaginellaarten. Immerhin kann man, wie Fig. 59 zeigt, sehen, dafs auf der Oberseite der Sprosse Blätter stehen, die kleiner sind als die Seitenblätter. Aufserdem haben die Blätter hier eine schiefe Insertion, was ihnen eine günstige Ausnützung des einfallenden Lichtes, ohne sich gegenseitig stark zu decken, ermöglicht. Diese Sprosse sind offenbar solche, die an beschatteten und zugleich feuchteren Standorten gewachsen sind, was sich auch darin ausspricht, dafs die Blätter gröfser sind, als an den isophyllen Sprossen. Die ersteren sind plagiotrop und schwach dorsiventral geworden unter dem Einflufs schwacher, einseitiger Beleuchtung.

Fig. 58. Selaginella sanguinolenta. Spitze eines gewöhnlichen, isophyllen Sprosses. Vier Blattreihen vorhanden aus gleichgrofsen und gleichgestalteten Blättern.

Fig. 59. Selaginella sanguinolenta. Dorsiventraler, anisophyller Sprofs von oben. Etwas stärker vergr. als Fig. 58.

Was hier offenbar direkt infolge äufserer Faktoren eintritt, die dorsiventrale Struktur, ist bei den anderen Selaginellen, soweit wir wissen, erblich, d. h. von äufseren Faktoren unabhängig. Bei manchen, z. B. Sel. caulescens, wachsen die Sprosse zunächst orthotrop und sind dann vollständig isophyll, werden dann aber später plagiotrop und ani-

[1]) Baker, Handbook of the Fern-Allies zählt 334 Arten auf, von denen 8 isophyll sind.

[2]) Überhaupt wachsen die isophyllen Selaginellen (soweit mir dieselben aus eigener Anschauung bekannt sind, S. spinulosa, rupestris) an trockneren und helleren Standorten als die anisophyllen. Dafs unter letzteren Formen sich finden, die sich periodischer Austrocknung angepafst haben (S. lepidophylla), ist wohl als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten.

sophyll. Bei anderen tritt schon von vornherein die Anisophyllie auf. Die seitlich inserierten Blätter kehren ihre Oberseite, die auf der Oberseite stehenden ihre (morphologische) Unterseite dem Lichte zu. Dabei ist charakteristisch, dafs die vier Blattzeilen einander nicht mehr unter rechtem Winkel schneiden (vgl. Fig. 60). Dies kehrt bei anderen anisophyllen Pflanzen, wie wir sehen werden, wieder und ist eine Einrichtung, welche die die Assimilation hauptsächlich besorgenden Blätter in die günstige seitliche Lage bringt. Die Dorsiventralität ist übrigens schon im Vegetationspunkt ausgeprägt, dessen Querschnitt nicht kreisförmig, sondern elliptisch ist, indem die Licht- und die Schattenseite abgeplattet sind. Bei vielen Selaginellen tritt auch Asymmetrie der einzelnen Blätter auf, gleichfalls eine bei dorsiventralen Sprossen weit verbreitete Erscheinung (vgl. Fig. 61). Während also bei Lyc. complanatum von den vier Blattreihen zwei einander gegenüberliegende sich an der Herstellung der Assimilationsfläche beteiligen, sind es bei Selaginella zwei einander angrenzende Blattreihen, die dieselbe Rolle spielen, dort trat eine auffallende Veränderung der Blattform ein und fiel die auf der Schattenseite liegende Blattreihe fast der Verkümmerung anheim; hier werden die grofsen Blätter nach der Lichtseite hin schon bei ihrer Anlage im Vegetationspunkt gerückt, und nehmen auch die beiden Reihen kleinerer Blätter, welche der Sprofsachse anliegen, an der Assimilation noch Anteil. Die oben angeführten Erfahrungen,

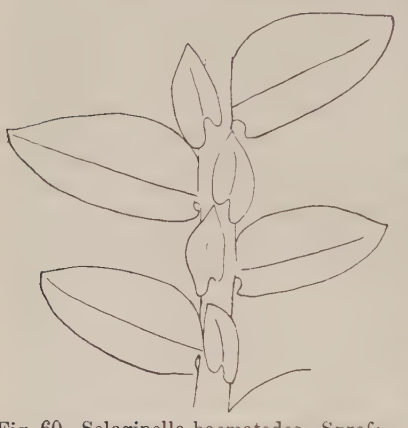


Fig. 60. Selaginella haematodes. Sprofsstück von oben (vergr.). Die auf der Oberseite stehenden Blätter kleiner, als die auf der Unterseite; aufserdem die Blätter ungleichhältig.

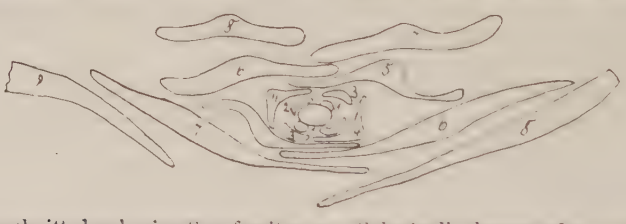


Fig. 61. Querschnitt durch eine Sprofsspitze von Selaginella haematodes. Die schief sich kreuzenden Blattpaare der Alterstolge nach beziffert; die auf der Oberseite stehenden Blätter kleiner als die auf der Unterseite stehenden (Blatt 8 und 9 nicht ganz gezeichnet, im zweiten und fünften Blattpaar ist bei dem untern Blatt die Nummer weggeblieben).

dafs es 1) eine Selaginellaart giebt (S. sanguinolenta), bei der die Anisophyllie nicht konstant, sondern offenbar unter dem Einflufs äufserer Faktoren auftritt, und dafs 2) bei manchen robusteren Selaginellaarten die Sprosse in ihrem unteren Teile noch isophyll sind, und aufserdem 3) die neuerdings von mir beobachtete Thatsache, dass bei etiolierten Sprossen von Sch. helvetica die Anisophyllie zwar nicht ganz verschwunden, aber doch vermindert ist [1]), sprechen aber dafür, dafs auch bei den „habituell" anisophyllen Selaginellen lediglich eine (durch das Licht bedingte) An-

[1]) Vgl. auch Hofmeister, Allgem. Morphologie p. 626.

passungserscheinung vorliegt, eine Anpassung, die aber schon auf die am Vegetationspunkt eintretenden Gestaltungsverhältnisse gewirkt hat. Dafür haben wir hier auch bei den Seitensprossen Beispiele kennen gelernt (vgl. p. 81).

D. Samenpflanzen[1]).

Wie bei den niederen Pflanzen, so tritt auch bei den höheren Anisophyllie in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und oft innerhalb einer und derselben Gattung in verschiedenem Grade auf. Die Blätter der einen Seite (der Oberseite) unterscheiden sich zunächst nur durch geringere Gröfse von denen der anderen, aber bei hochgradiger Anisophyllie, wie sie namentlich bei manchen Urticaceen, Elatostemma, Pellionia u. a. auftritt, finden wir die beiden Blätter nicht nur durch ihre Gröfse, sondern auch durch ihren Bau und ihre Funktion voneinander sehr verschieden. Es lassen sich zunächst zwei, freilich nicht scharf trennbare Fälle unterscheiden. In dem einen sind nur die Seitensprosse radiärer isophyller Hauptsprosse anisophyll; wir können diesen Fall als laterale Anisophyllie bezeichnen, im zweiten ist das ganze Sprofssystem anisophyll: habituelle Anisophyllie.

α) Die laterale Anisophyllie

tritt am auffallendsten auf an den seitlichen Ästen von Holzpflanzen mit grofsen dekussierten Blättern (z. B. Aesculus-Arten, Sambucus nigra, Acer campestre, platanoides, Pseudoplatanus u. a. Fraxinus, Staphylea pinnata) aber auch z. B. bei Catalpa syringaefolia, welche dreigliederige Blattwirtel besitzt. Minder auffallend sind die Differenzen bei zerstreuter Blattstellung (vgl. das oben von Quercus und das unten von Abies Angeführte).

Die Anisophyllie ist übrigens auf Holzgewächse nicht beschränkt, sie findet sich auch bei krautigen Pflanzen, z. B. bei Urtica, Scrophularia-Arten u. a.: namentlich bieten die Tropen dafür eine reiche Anzahl von Beispielen. Bei unseren Sträuchern fehlt sie gewöhnlich denen, die, wie oben erwähnt, ihre Blätter an den Seitensprossen durch Drehung in eine Ebene verschieben, oder tritt doch nur an den letzten, ihre Stellung beibehaltenden Blättern eines Jahrestriebes hervor.

An Eschen- und Ahornarten ist nicht selten das oberste, unmittelbar an die Terminalknospe angrenzende Blatt als Knospenschuppe, das untere als Laubblatt ausgebildet, was gleichfalls zeigt, dafs die Blattbildung auf der Unterseite gefördert ist. Bei Pflanzen mit dekussierten Blättern, bei welchen die Blattpaare nicht durch Internodiendrehung in eine Ebene gebracht werden, bleiben die Blätter entweder in ihrer normalen Lage, d. h. zwei Blattreihen seitlich, eine oben, eine unten, oder es findet eine Drehung statt, so dafs die Blattreihen diagonal stehen. Im ersteren Fall, der bei der lateralen Anisophyllie der gewöhnliche ist, sind an den seitlichen Blattreihen die beiden einander gegenüberstehenden Blätter von gleicher Gröfse. Im zweiten, der bei der habituellen Anisophyllie stets eintritt, sind die zwei oberen Blattreihen aus kleineren Blättern gebildet als die beiden unteren. Auch bei lateraler Anisophyllie kann aber (z. B. bei der Rofskastanie) eine

[1]) Vgl. aufser der oben (p. 86) citierten Litteratur Wiesner, Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse (Sitzungsber. d. Wien. Akad., math.-naturw. Klasse, Bd. CIII Abt. 1 1894); Hallier, Neue und bemerkenswerte Pflanzen aus dem malaiisch-papuanischen Inselmeer (Annales du jard. bot. de Buitenzorg XIII p. 279).

solche Drehung eintreten. Die gröfseren Blätter haben auch gröfsere Achselsprosse als die kleineren. Der Nutzen der ganzen Einrichtung ist ohne weiteres klar, es wird durch die stärkere Entwicklung der unteren Blätter die assimilierende Blattfläche mehr an die Peripherie der Baumkrone verlegt, wo die Beleuchtungsverhältnisse günstigere sind [1]).

β) Habituelle Anisophyllie.

Die hier anzuführenden Beispiele schliefsen sich an das oben für Selaginella angeführte an. Es können natürlich nur einige wenige Fälle herausgegriffen werden.

Fig. 62. Pellionia Daveauana. Sprofsstück mit asymmetrischen Blättern. *a* Die verkümmerten, wie Nebenblätter aussehenden Blätter, die auf der Oberseite stehen (die Axillarstipel der Laubblätter steht mehr nach unten: es sieht aus, als ob jedes Blatt zwei Stipulae hätte!).

1) Urticaceen [2]). In Fig. 62 abgebildet ist ein Sprofsstück von Pellionia Daveauana (ganz ebenso verhalten sich eine Anzahl Elatostemmaarten). Scheinbar ist der Sprofs zweizeilig beblättert, in Wirklichkeit sind vier Blattzeilen vorhanden, aus gekreuzten Blattpaaren bestehend. Die einander gegenüberstehenden Blätter aber sind in jedem Paare von sehr ungleicher Gröfse und Gestalt: die oberen, kleineren, in Fig. 63 mit deutschen Ziffern bezeichneten sind viel kleiner als die unteren, sie haben aber wie diese hier noch ihre Axillarstipeln. Mehr reduziert

[1]) Vgl. das oben aus H. Spencer angeführte Citat. Wiesner hat „die Förderung der äufseren Glieder eines Seitenorgans gegenüber den inneren" als Exotrophie bezeichnet (Wiesner, vorl. Mitteilung über die Erscheinung der Exotrophie. Ber. der D. bot. Ges. X. 1892, p. 552 ff.

[2]) Vgl. Weddell, Monographie des Urticacées. Arch. du Muséum d'histoire nat. IX 1856.

sind die oberen Blätter bei Elatostemma sessile (Fig. 64). Es kommt hier bei ihnen nicht mehr zur Ausgliederung von Blatt und Nebenblatt (Axillarstipel), und man kann die oberen Blätter leicht mit Nebenblättern verwechseln, die unteren sind als Laubblätter ausgebildet, die eine „Axillarstipel“ (ein häutiges Schutzorgan der Knospe) entwickeln. Fig. 63 zeigt einen Querschnitt der Knospe, die Laubblätter sind mit römischen Zahlen bezeichnet, die kleinen, ihnen gegenüberstehenden Schuppenblätter mit Buchstaben. Blatt I ist nicht gezeichnet, nur seine Axillarstipel st_1 ist in der Figur vorhanden. Ihm steht das Schuppenblatt *a* gegenüber, das keine Rolle mehr bei der Assimilation spielt, nur noch als Schutzorgan dient[1]). Bei manchen Elatostemma-Arten sollen diese rudimentären Blätter ganz verkümmern, und dann würde eine ähnliche Blattstellung sich ergeben, wie sie bei Ulmus z. B. sich vorfindet. In ihrem Gesamtaufbau scheinen die Elatostemmaarten sich verschieden zu verhalten. Bei einer in Buitenzorg ge-

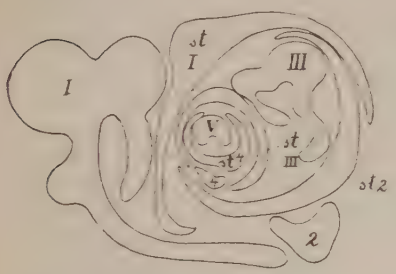


Fig. 63. Pellionia Daveauana. Querschnitt einer Sprofsknospe. Die gröfseren Blätter jedes Blattpaares sind mit lateinischen, die kleineren, dazu gehörenden, mit deutschen Nummern versehen, zu jedem Blatte eine Axillarstipel (also z. B. *st I* gehört zu *I*, *st 4* zu *4*). Die Ziffern sind versehentlich in verkehrter Lage angebracht.

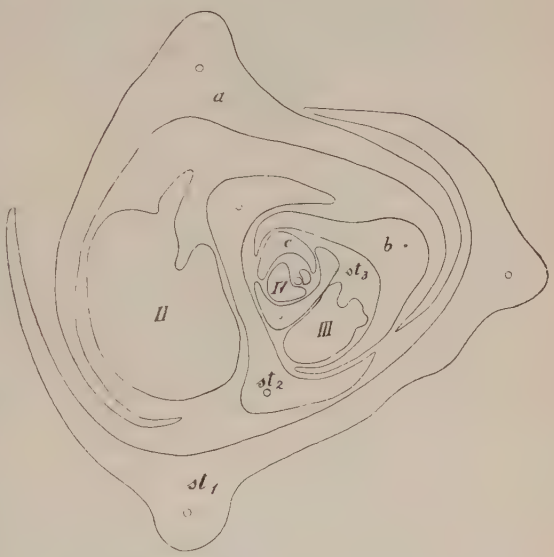


Fig. 64. Elatostemma sessile. Querschnitt durch eine Knospe. *II—IV* die Laubblätter (von dem Laubblatt *I* ist nur die zugehörige Axillarstipel st_1 getroffen); *a*, *b*, *c* die *I*, *II*, *III* gegenüberstehenden und mit denselben Blattpaare bildenden, zu Schuppen verkümmerten Blätter (sie haben keine Axillarstipeln).

meinen (von mir nicht bestimmten) Form beobachtete ich, dafs schon der Keimsprofs plagiotrop und anisophyll sich ausbildete; von anderen finde ich in meinen Notizen, dafs sie einen kriechenden Stamm besitzen, von dem plagiotrope Sprosse ausgehen, deren Blätter, solange sie noch im Boden sind, von gleicher Gröfse sind. Es scheinen sich also ähnliche Differenzen zu finden wie bei Selaginella. Bei Elat. sessile ist die Anisophyllie übrigens auch an etiolierten Sprossen vorhanden, wie sie denn offenbar in allen diesen Fällen durch äufsere Faktoren nicht direkt veranlasst ist. Vegetative Sprosse entstehen nur in den Achseln der gröfseren

[1]) Weddell hat dies Blatt als Stipula betrachtet. Dies ist nicht richtig; es ist kein Rudiment einer Blattspreite nachzuweisen, und das stipelähnliche Blatt ist ein ganzes, frühe stehen gebliebenes Blatt. Es bedeckt sich früh mit Haaren, was auch die Blattanlagen der grofsen Blätter, nicht aber die Axillarstipeln thun.

Blätter, und da dieselben am fertigen Sprofs scheinbar zweizeilig angeordnet sind, so entsteht daraus ein flaches, dorsiventrales Verzweigungssystem, ähnlich dem der meisten Selaginellen, mit denen Elatostemma auch die Schiefheit (Asymmetrie) der Blätter gemeinsam hat. Es liefsen sich leicht Beispiele von Urticaceen anführen, bei denen die Anisophyllie viel weniger ausgesprochen ist und demzufolge eine biologische Bedeutung nur in geringem Mafse besitzt. Ich möchte aber, um auf die Verbreitung der Erscheinung hinzuweisen, lieber noch Beispiele aus anderen Verwandtschaftskreisen anführen.

Fig. 65. Centradenia inaequalifolia. Die Blätter stehen in gekreuzten Paaren; sie sind sehr unsymmetrisch. In jedem Blattpaare ist aufserdem ein Blatt viel gröfser als das andere; nur das gröfsere Blatt hat einen Achselsprofs.

2) Die Melastomaceen-Gattung Centradenia enthält Arten, die verschieden stark anisophyll sind. In ausgeprägtem Mafse ist die Verschiedenheit der Blätter sichtbar bei der in Fig. 65 abgebildeten Centrademia inaequilateralis, deren plagiotrope Sprofssysteme sich auch durch die sichelförmig gestalteten Blätter auszeichnen. Die Ausbildung der Laubsprosse deutet auf schattige Standorte hin, an denen sie sich rechtwinklig zum Lichteinfalle stellen. Sehr viel weniger ausgeprägt (namentlich an den orthotropen Sprossen) ist die Anisophyllie bei C. floribunda, z. B.: gröfseres Blatt Länge 6 cm, gröfste Breite 1,4, kleineres Blatt Länge 5, gröfste Breite 1,1 cm. Auch die sichelförmige Krümmung des Blattes ist hier nur schwach angedeutet; die Pflanze bildet keine flachen Verzweigungssysteme, da auch die kleineren Blätter Axillarsprosse haben. So wenigstens bei Gewächshauspflanzen; bei im Schatten des Waldes wachsenden dürfte der plagiotrope und anisophylle Charakter ausgeprägter sein[1]); jedenfalls aber ist er hier noch weniger fixiert, als bei C. inaequilateralis.

[1]) Oft sind nämlich die Differenzen gröfser, sie scheinen hier sehr zu schwanken. Bei Herbarexemplaren finde ich die kleinen Blätter oft nur 1—2 cm, die grofsen 4—6 cm lang.

3) Als letztes Beispiel sei eine Acanthaceengattung, Goldfussia, hier angeführt. Fig. 66 giebt ein Diagramm der Stellungsverhältnisse von Goldfussia glomerata. Die Blätter sind auch hier dekussiert, aber es fällt sofort auf, dafs die Blattpaare später sich nicht rechtwinklig kreuzen, der Abstand zwischen den grofsen Blättern ist gröfser als 90°, sie erscheinen nach den Seiten hin verschoben, der der kleinen ist ∠ 90°. Die Achselknospen sind im Querschnitt eingetragen. Sie beginnen mit zwei lateral gestellten Blättern, von denen eins gewöhnlich kleiner ist als das andere, darauf kommt ein zweites Blattpaar, bei welchem stets das der Mutterachse zugekehrte Blatt das kleinere ist. Diese Stellung ist, wie ich a. a. O. betont habe, deshalb von Wichtigkeit, weil sie zeigt, dafs hier nicht, wie man früher annahm, die Anisophyllie zur Schwerkraft in direkter kausaler Beziehung stehen kann. Zwar ist bei den beiden ersten Blättern, wenn man sich den Hauptsprofs in geneigter Richtung oder horizontal liegend denkt, stets das nach unten gekehrte das gröfsere, nicht aber bei dem folgenden Blattpaar, bei welchem die Orientierung

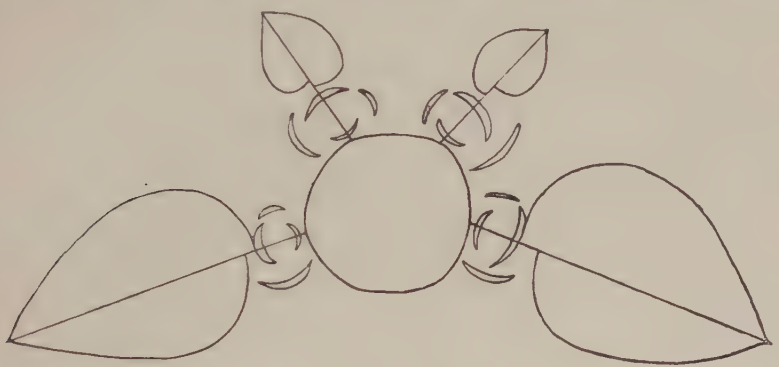


Fig. 66. Goldfussia glomerata. Diagramm. Die Blätter des Hauptsprosses in Flächenansicht, die der Achselsprosse im Durchschnitt.

zum Muttersprofs ausschlaggebend ist; stets wird das dem Muttersprofs abgekehrte Blatt das gröfsere, gleichgültig, ob es nach oben oder nach unten liegt[1]). Später kommen die Blattreihen durch Drehung in die Diagonalstellung zu liegen. Weitere Beispiele von Anisophyllie bieten in derselben Familie Strobilanthus-Arten, bei den Gesneriaceen Columnea (schwach bei C. Schiedeana, sehr stark bei Col. Kalbreyeri und C. purpurata). Es ist wahrscheinlich, dafs bei manchen Gesneriaceen die beiden Reihen kleiner Blätter auf der Oberseite ganz verkümmert sind (Klugia, Rhynchoglossum u. a.). Bei Klugia fand ich in der That gelegentlich auf der Sprofsoberseite ein Blatt meist kleiner als die seitlichen Blätter, offenbar ist dies ein Rest der oben stehenden Blätter.

[1]) Dasselbe Verhalten beobachtete ich auch an den zwei ersten Blättern der Achselsprosse von Goldf. isophylla, welche später Blattpaare von gleicher Gröfse haben. Bei dem medianen Blattpaare ist die Gröfsendifferenz biologisch verständlich, das der Mutterachse zugewendete Blatt ist das schwächer beleuchtete. Es war in einem Falle 6,5 cm lang, das ihm gegenüber stehende 11,5 cm, auch ist das obere schmäler als das untere. Das folgende, in die Vertikalebene fallende Blattpaar zeigt die Erscheinung zuweilen auch noch, aber weniger stark.

Anisophyllie kann auch an sympodial verketteten Sprofssystemen auftreten, die plagiotrop wachsend sich ebenso verhalten, wie monopodiale Sprosse. Eines der schönsten Beispiele dafür bilden die blühenden, ausgeprägt plagiotropen Sprosse von Atropa Belladonna, bei denen die auf der Oberseite stehenden Blätter viel kleiner sind, als die am Rande stehenden, während der orthotrope Hauptsprofs isophyll ist. Die Ausbildung dieser Sprosse stimmt also ganz mit derjenigen von Selaginella, Elatostemma u. a. überein, abgesehen eben von ihrem Zustandekommen.

Es ist eine lange Reihe von Anisophyllie-Beispielen, die wir oben aufgezählt haben. Blicken wir auf dieselbe kurz zurück, so ergiebt sich folgendes.

1. Anisophyllie tritt bei im System hoch- wie bei niederstehenden Pflanzen in verschiedenem Grade auf und oft innerhalb einer Gattung in verschiedener Weise.

2. Sie findet sich im allgemeinen nur bei plagiotropen Sprossen, und erscheint in den schärfer entwickelten Fällen als ein Anpassungscharakter, der in Beziehung steht zu der Herstellung einer in einer Ebene liegenden Assimilationsfläche oder zur Hinausschiebung der Assimilationsfläche in die Peripherie einer Baumkrone, wobei die nach ihrer Stellung für das Zustandekommen dieser Fläche minder geeigneten Blätter Neigung zur Reduktion zeigen und schliefslich ganz verkümmern können. Diese Reduktion kann veranlafst sein direkt durch die Lage dieser Blätter namentlich zum Licht, indes spielen höchst wahrscheinlich auch Korrelationsverhältnisse eine wichtige Rolle. Denn es werden bald die Blätter auf der Licht-, bald die auf der Schattenseite reduziert, bei Lycopod. complanatum trifft beides zugleich zu: die starke Entwicklung der seitlichen Blätter dürfte hier auf das Kleinbleiben der anderen Einfluss haben.

3. Damit ist noch nicht gesagt, dafs die Anisophyllie stets durch äufsere Faktoren direkt bestimmt werde. In einigen Fällen geschieht dies allerdings, wie noch genauer zu erörtern sein wird, durch das Licht und durch die Lage zum Horizont; in vielen Fällen aber besteht eine direkte Beziehung zu äufseren Faktoren nicht. Elatostemma und Goldf. glomerata zeigen die Anisophyllie auch im etiolierten Zustande und bei allen Lagen des Sprosses, sie ist aber bei aufrecht wachsenden Sprossen von G. glomerata vermindert. Bei den anisophyllen Zweigen von Aesculus u. a. ist die Anisophyllie schon in der Knospe induziert, sie wird also nicht im Verlauf der Entfaltung erst herbeigeführt.

Bei Seitensprossen ist aufserdem zu berücksichtigen, dafs die Organbildung derselben beeinflufst werden kann durch die Beziehung zu ihrem Muttersprofs, Beziehungen, die aber durchaus noch näherer Aufklärung bedürfen, denn die Feststellung der räumlichen Beziehungen giebt uns natürlich noch keine Aufklärung darüber, wie sie zustande kommen. Es wurde oben schon (p. 74) bei Thallophyten auf hierher gehörige Thatsachen hingewiesen, z. B. darauf, dafs bei Antithamnion plumula die Kurztriebe auf der einem andern Langtriebe zugekehrten Seite kleiner bleiben als auf der entgegengesetzten.

§ 4.

Symmetrieverhältnisse der Blätter.

Blätter sind in ihrer grofsen Mehrzahl dorsiventral, indes wurde schon oben darauf aufmerksam gemacht, dafs es auch bilaterale und radiäre giebt; als Beispiele wurden die Blätter von Iris und Juncus angeführt. Die genauere Betrachtung derartiger Fälle gehört in die specielle Morphologie der Phanerogamen. Hier ist nur noch zu betonen, dafs eine ganz oder annähernd radiäre Ausbildung der Blätter auch durch nachträgliche Wachstumserscheinungen auftreten kann, und zwar dadurch, dafs eine rechtwinklig zum Blattstiel stehende, nach allen Richtungen annähernd gleich entwickelte Blattfläche hergestellt wird. Dies kann auf doppelte Weise geschehen: durch Lagenänderung der Teile eines zusammengesetzten Blattes oder durch Bildung eines schildförmigen Blattes, bei welchem der Blattstiel der Unterseite der Blattfläche eingefügt ist, nicht wie sonst ihre Fortsetzung bildet. Dies ist indes nur durch einen nachträglichen Wachstumsprozefs zustande gekommen. Als Beispiel für den ersteren Fall seien die Marsiliablätter genannt, deren vier Fiederblättchen annähernd gleich grofs sind und von einem Punkte ausstrahlen.

Die der radiären Form sich am meisten nähernden schildförmigen Blätter finden sich bei einigen Dikotylen, wie Nelumbium u. a. Sie stehen dann *einzeln*, und die Blattfläche steht rechtwinklig zum orthotropen Stiele, die Beziehungen zur Sprofsachse fallen bei einem derartigen Blatte weg, es stellt gewissermassen ein für sich bestehendes, orthotropes und radiäres Gebilde dar. So finden wir denn auch z. B. bei Umbilicus pendulinus[1]), dafs nur die langgestielten Blätter der Wurzelrosette schildförmig sind. In dem Mafse, wie die Sprofsachse sich (bei der Bildung eines Blütenstandes) streckt, werden die Blätter kürzer gestielt, sie verlieren die Schildform und gehen in die gewöhnliche Blattgestalt über, bei der die Spreite die unmittelbare Fortsetzung des Stieles bildet[2]).

Die Blattspreite derartiger Blätter ist meist so gestaltet, dafs ihre Medianebene sie in zwei annähernd gleiche Hälften teilt. Bei orthotropen Sprossen steht diese Medianebene (welche den Mittelnerv in sich aufnimmt und rechtwinklig zur Blattfläche steht) senkrecht auf dem Horizont. Freilich ist die Symmetrie der beiden Blatthälften stets nur eine annähernde.

Weder in der Gestaltung des Umrisses, noch in der Anordnung der Blattnervatur ist eine vollständige Symmetrie irgendwo anzutreffen, und die Entwicklung z. B. eines Farn- und eines Moosblattes zeigt von vornherein einen ungleichmäfsigen Aufbau der beiden Blatthälften (vgl. die Angaben im speciellen Teile); ebenso stehen auch bei einem Dikotylenblatt mit fiederiger Nervatur die einander entsprechenden Nerven der beiden Blatthälften sich nur selten gegenüber. Sehen wir indes ab von

[1]) Vgl. H. Spencer a. a. O.

[2]) Bei den kurzgestielten, schildförmigen Blättern einiger epiphytischer Hymenophylleen handelt es sich um ganz andere Verhältnisse (vgl. den Abschnitt über die Blattgestaltung bei Farnen im speciellen Teil).

dem Mangel völliger Symmetrie, so sind hier einige Fälle besonders hervorzuheben, bei denen die Asymmetrie des Blattes besonders ausgeprägt und ein für die betreffende Pflanzenform konstanter Charakter ist[1]). Am häufigsten kommt die Asymmetrie vor bei Laubblättern, und bei diesen läfst sie sich fast überall deutlich mit den Lebensverhältnissen, vor allem ihrer Lage (im weitesten Sinne), in Zusammenhang bringen, aber auch bei Kotyledonen, Vorblättern und Blütenhüllblättern ist die Erscheinung verbreitet. So sind bei einigen Pflanzen nur die Kotyledonen asymmetrisch, nicht aber die übrigen Blätter (manche Geranium- und Polygonum-Arten), während bei andern nur die Laubblätter, nicht die Kotyledonen, diese Erscheinung zeigen. Einige Beispiele seien hier genannt.

I. Kotyledonen: Geranium pratense und andere Arten; Erodium, Lupinus, Astragalus, Cicer, Tetraganolobus, Desmodium gyrans, Polygonum Fagopyrum u. a. Man wird wohl Lubbock[2]) zustimmen, wenn er die Ungleichheit der Blatthälften der Kotyledonen in Beziehung bringt mit ihrer Lage im Samen und der Gestalt desselben, irgend eine Anpassungserscheinung ist darin wohl nicht zu sehen. Fig. 67 zeigt z. B.

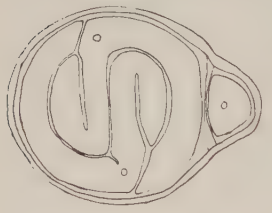


Fig. 67. Querschnitt durch einen Samen von Geranium pratense. Rechts das hypokotyle Glied, links die beiden Kotyledonen getroffen. Der Mittelnerv ist angedeutet; man sieht deutlich, dafs die Ungleichhälftigkeit der Kotyledonen mit den Raumverhältnissen innerhalb der Samenschale in Beziehung steht.

einen Samenquerschnitt von Geranium pratense. Die beiden Kotyledonen sind so eingefaltet, dafs jeweils die kleinere Hälfte des einen von der gröfseren des andern umfafst wird, das Zurückbleiben der einen Hälfte jedes Kotyledons wird hier also wohl darauf beruhen, dafs sie weniger Raum zur Verfügung hatte, als die anderen[3]). Im übrigen ist auf den Abschnitt über Samenentwicklung zu verweisen.

II. Laubblätter. Hier kommt in Betracht entweder die Asymmetrie des ganzen Blattes oder die der seitlichen Fiedern.

A. Ganzes Blatt ungleichseitig.

Hierher gehören zunächst eine Anzahl plagiotroper Sprosse, wie z. B. manche Gräser, Ficus stipularis (die kletternde Jugendform), Columnea Schiedeana und Kalbreyeri, die oben angeführten Urticaceen (vgl. die Abbildung von Pellionia Daveauana, Fig. 62) Centradenia, ferner von nicht plagiotropen Sprossen die hängenden, sichelförmigen Blätter von

[1]) Vgl. die Aufzählung bei Wydler, Über asymmetrische Blätter und ihre Beziehung zur Symmetrie der Pflanze (Flora 1857 p. 209); Herbert Spencer a. a. O.; Wiesner, Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Die Anisomorphie der Pflanze (Sitzungsber. d. k. Akad. in Wien 1892) und die daselbst citierten anderen Abhandlungen des Verfassers.

[2]) A contribution to our knowledge of seedlings Vol. I p. 34. London 1892.

[3]) Auf demselben Grunde beruht vielleicht die Asymmetrie, welche die Blätter mancher Musaarten zeigen.

Eucalyptus globulus, Blätter von Rochea falcata [1]), die dadurch von den meisten anderen abweichen, dafs die gleichgebildeten Blatthälften jeweils auf die entgegengesetzten Seiten fallen (nach Wydler „antitropisch" sind), während sonst bei allen Blättern eines Cyklus die gleichgebildeten (grofsen oder kleinen) Blatthälften auf dieselben Seiten fallen.

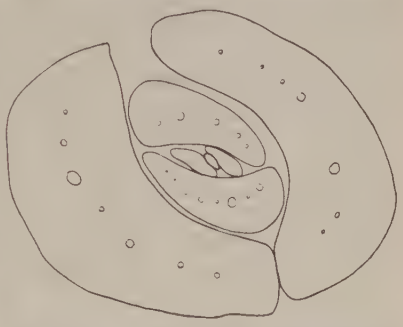


Fig. 68. Querschnitt durch die Endknospe einer Keimpflanze von Rochea falcata. Die Blattpaare schief gekreuzt, die Blätter asymmetrisch.

Dafs die Asymmetrie der Blätter meist auftritt dann, wenn „ihre Teile in unsymmetrischer Relation zur Umgebung stehen" (Spencer), kann nicht bezweifelt werden. Die Medianebene derartiger Blätter steht gewöhnlich schief zum Horizont (sie sind „klinotrop" nach Wiesner), und im Zusammenhange mit dieser schiefen Ebene steht auch die Asymmetrie. Nur ist es nicht leicht, die Faktoren anzugeben, welche dieselbe bedingen. Es sei deshalb auf einige Beispiele hingewiesen, die einen Anhaltspunkt zur Lösung dieser Frage geben können.

Für einige Commelyneen wurde oben erwähnt, dafs der Hauptsprofs radiär, die Seitensprosse dorsiventral sind. Bei Callisia delicatula hat der radiäre, nach $^2/_5$ beblätterte Hauptsprofs symmetrische Blätter, die Seitensprosse haben alternierende asymmetrische Blätter.

Die Blätter der plagiotropen Lindenzweige sind mit wenigen Ausnahmen mehr oder minder deutlich asymmetrisch. Bei senkrecht eingepflanzten Stecklingen der Linde fand H. Spencer einen beträchtlichen Procentsatz der Blätter vollständig symmetrisch. Auch bei der Ulme und der Buche ist das Mafs der Asymmetrie der Blätter schwankend. Radiäre Keimsprosse aber haben stets symmetrische Blätter. An den plagiotropen Sprossen ist namentlich das am Ende der Sprosse stehende Blatt, das sich so stellt, dafs seine Medianebene rechtwinklig zum Horizont steht, nicht selten fast symmetrisch ausgebildet [2]). Es spricht sich dies auch darin aus, dafs beide Blatthälften dann gleichweit am Blattstiel hinabreichen, während bei den asymmetrischen Blättern die untere Hälfte tiefer hinabreicht als die obere.

Die Asymmetrie ist also in den genannten Fällen nicht streng vererbt, sondern durch äufsere Einflüsse veränderlich. Dafs sie — bei allen Blättern ursprünglich in geringem Grade vorhanden — durch letztere in vielen Fällen stark gesteigert wurde, scheint mir zweifellos, und zwar spielt dabei wohl nicht die Schwerkraft, sondern das Licht wohl die Hauptrolle. Dafs das Licht, wenigstens in manchen Fällen, noch direkt die Blattform beeinflussen kann, scheint aus folgendem Falle hervorzugehen, der zwar eigentlich in einen andern Abschnitt gehört, aber doch hier angeführt werden mufs.

---

[1]) Die Blattpaare von Rochea sind schief gekreuzt, was in noch höherem Grade bei Mesembryanthemumarten vorkommt. Die biologische Bedeutung dieses Gestaltungsverhältnisses ist mir bei Rochea ganz unklar geblieben, aber dafs eine solche vorhanden, ist kaum zweifelhaft.

[2]) Vgl. Wiesner a. a. O. Wenn Wiesner auf Grund einer Angabe Hofmeisters annimmt, dies symmetrische Endblatt sei aus einer asymmetrischen Anlage hervorgegangen, so möchte ich dazu bemerken, dafs mir dies in Ermanglung eines entwicklungsgeschichtlichen Nachweises noch fraglich erscheint.

Bei Trichomanes Hildebrandti (vgl. Giesenhagen, Flora 1890, p. 450) stehen die Blätter scheinbar in einer Linie auf dem Rücken des an Baumstämmen etc. kriechenden Stämmchens. Sie sind ungestielt und schildförmig und mit ihrer (Haarwurzeln tragenden) Unterseite der Baumrinde dicht angeschmiegt. Überall, wo ein Blatt von einem andern überdeckt wird, stellt es bald sein Wachstum ein; auch das überdeckende Blatt wird an der betreffenden Stelle in der Weiterentwicklung gehemmt, wodurch Unregelmäfsigkeiten in der Entwicklung entstehen. Die bedingenden Faktoren wären natürlich nur durch Beobachtung der lebenden Pflanze mit Sicherheit festzustellen. Annehmen darf man aber wohl, dafs bei dem bedeckten Blatte die Beschattung hemmend auf die Ausbildung wirkt; ob an dem deckenden Blatte die Wachstumshemmung dadurch bedingt wird, wie Giesenhagen annimmt, dafs es vom Substrate abgeschnitten ist, mufs dahingestellt bleiben. Die Schildform der Blätter erlaubt hier eine allseitige Ausnützung des Substrates und schützt das Stämmchen und seine Knospe.

Kehren wir zu den asymmetrischen Blättern[1]) zurück, so sei betreffs der Orientierung der beiden Blatthälften noch folgendes bemerkt.

Die Orientierung der beiden Blatthälften ist selbst bei den Arten einer Gattung nicht immer dieselbe. Denken wir uns einen zweizeilig beblätterten, kletternden Sprofs, dessen Blattflächen alle in einer Ebene liegen (etwa wie bei Pellionia, Fig. 62), so sind die gröfseren Hälften bei den einen Pflanzen die der Sprofsspitze zu-, bei anderen die ihr abgekehrten. Etwas eingehender sei die Gattung Begonia behandelt, deren gesamte Wuchsverhältnisse hier an einigen Beispielen besprochen werden sollen. Freilich kann es sich nur um eine allgemeine Orientierung handeln, da Gestaltungs- und Lebensverhältnisse der Begonia-Arten sehr mannigfaltig sind.

Diese Gattung ist dadurch ausgezeichnet, dafs sie ausschliefslich dorsiventrale Sprosse in der vegetativen Region hervorbringt. Die Dorsiventralität äufsert sich in der Gestalt der Blätter, der Nebenblätter und (bei manchen Arten) in der Stellung der Blätter und Seitensprosse.

Alle Begonien sind ausgezeichnet durch zweizeilige Blattstellung und mehr oder minder asymmetrische Blätter. Im übrigen kommen mancherlei Abweichungen vor. Denken wir uns einen geneigt wachsenden Begoniasprofs horizontal gestellt, sodafs seine Unterseite genau nach unten, seine Oberseite nach oben steht, und von vorn betrachtet, so kommen betreffs der Orientierung der beiden ungleichen Blatthäften zwei Fälle vor[2]).

1. Bei dünnstämmigen Arten, wie z. B. Begonia scandens, B. maculata, incarnata (Fig. 70), sind, wie bei Pellionia, die gröfseren Blatthälften nach oben gewendet. Die beiden Nebenblätter sind von ungleicher Gröfse, das auf der Lichtseite stehende (gedeckte) ist z. B. bei B. maculata gröfser, als das auf der Schattenseite stehende.

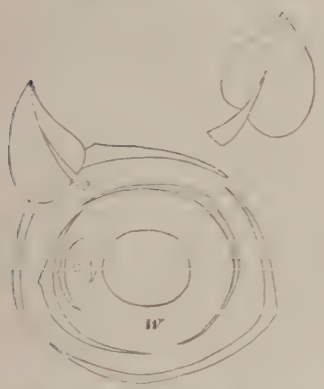
2. Bei anderen, namentlich dickstengligen Arten, wie B. manicata, B. Rex u. a., ist die kleinere Blatthälfte nach oben gewendet, also

[1]) Es sei hier nur noch bemerkt, dafs natürlich aus der Thatsache, dafs die Asymmetrie derselben zum Lichte in Beziehung steht, noch nicht hervorgeht, dafs dasselbe auch der bedingende Faktor gewesen sein mufs, und dafs überhaupt, wie dies schon aus dem über die Kotyledonen Gesagten hervorgeht, verschiedene äufsere Faktoren Asymmetrie bedingt haben können.

[2]) Ich finde bei Untersuchung einer Anzahl von Arten die Verhältnisse so, wie Sachs (Lehrbuch 4. Aufl. p. 213 ff.) sie angegeben hat; die Angaben von Hofmeister sind in mehr als einem Punkte irrig, auch darin, dafs bei orthotropen Begoniasprossen die Spitzen übergeneigt seien.

umgekehrt wie bei 1. Das wendet sich aber bei der Entfaltung so, dafs die Blattspitze und damit die kleinere Blatthälfte nach unten sieht. Bei den aufrecht oder schief aufsteigend wachsenden Arten stehen die Blätter in zwei Zeilen, die etwa 180° von einander divergieren, die Seitenknospen noch in den Blattachseln. Bei den mit kriechendem Stamm versehenen sind die beiden Blattzeilen einander auf der Oberseite genähert, wie das Diagramm Fig. 69 zeigt, während die Seitenknospen auf den Flanken, in der Achsel eines der Nebenblätter stehen, eine Einrichtung, deren Vorteil ohne weiteres einleuchtet, und die bei vielen dorsiventralen Sprossen wiederkehrt.

Die Orientierung der Symmetrieebene der Seitensprosse zu der der Hauptsprosse ist eine sehr verschiedene. In manchen Fällen steht sie rechtwinklig zur ersteren, und dies scheint mir der „typische" Fall zu sein, er ist bei den dünnstengligen Arten der herrschende; in anderen macht sie mit ihr einen Winkel oder fällt gar mit derselben zusammen. (Vgl. Kolderup-Rosenvinge a. a. O.)[1])



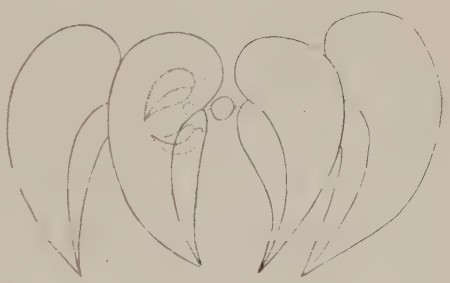


Fig. 70. Begonia incarnata u. a. Schema der Blattbildung und Verzweigung von oben gesehen.

Fig. 69. Begonia Rex. Schema der Blattstellung und Verzweigung von vorn gesehen. *W* Wurzelseite der Sprofsachse, die oberhalb *W* im Querschnitt zu sehen ist. Vor jedem Blatt zwei Stipulae, diese im Querschnitt gedacht, während die Blätter selbst in Flächenansicht gezeichnet sind. In der Achsel des zweiten Blattes (scheinbar in der der untern Stipel) ein Achselsprofs.

Was die biologische Bedeutung der schiefen Ausbildung der Blätter anbelangt, so läfst sich im allgemeinen sagen, dafs diejenige Blatthälfte die kleinere ist, welche die beschattete sein würde, worauf Herbert Spencer wohl zuerst hingewiesen hat, a. a. O. p. 149, und dafs die Schiefblättrigkeit eine zweckmäfsige Raumausnützung ermöglicht. Indes kann dieser Gesichtspunkt z. B. die Gröfsendifferenz der Nebenblätter nicht teleologisch erklären. Es ist eben im Zusammenhang mit dem plagiotropen Wuchs der meisten Arten (einige sind wieder orthotrop geworden) eine ungleichseitige Ausbildung eingetreten, die in vielen, nicht allen Fällen zweckmäfsig erscheint.

[1]) Die Angaben von Sachs und Eichler stimmen nicht mit den von Rosenvinge und sind unter sich entgegengesetzt. Nach Sachs macht bei dickstengligen Arten der Hauptschnitt der Seitensprosse mit dem der Hauptsprosse einen nach oben spitzen Winkel; Eichlers Diagramm ergiebt einen stumpfen. Nach Rosenvinge hat die Symmetrieebene bei den Seitenknospen von B. hydrocotylifolia die von Sachs angegebene Lage, während sie bei B. Rex von Anfang an vertikal steht (vgl. Fig. 69).

Begoniaarten mit aufrecht wachsenden Sprossen sind, soweit meine Erfahrungen reichen, solche, die ein buschiges, durch reiche Verzweigung bedingtes Wachstum haben. Betrachten wir einen Sprofs von oben (Fig. 70), so zeigt sich, dafs die horizontal stehenden Blattflächen der Hauptsache nach nach einer Seite hin, die als die Aufsenseite zu betrachten ist, verlegt sind. Die Blattspitzen stehen nicht, wie dies sonst bei zweizeilig beblätterten Sprossen der Fall ist, dem Anheftungspunkt des Blattes gegenüber, sondern haben demselben gegenüber eine Drehung bis zu 90° ausgeführt. Der dorsiventrale Charakter auch der aufrecht wachsenden Formen tritt dadurch hervor: jeder Sprofs hat eine Aufsenseite mit viel, eine Innenseite mit wenig Blattfläche (in Fig. 70 nach oben gekehrt). Da nun die einzelnen Sprosse einander ihre Innenseite zukehren, so wird dadurch eine nach aufsen gerichtete Beblätterung des ganzen Sprofssystems erzielt, während gleichzeitig die einzelnen Blätter so gelagert sind, dafs die beschattete Seite weniger entwickelt ist als die unbeschattete. Es liegt hier also, meiner Ansicht nach, ein Fall von „Exotrophie“ vor.

Im allgemeinen dürfte für die Begonien der Satz gelten, dafs diejenigen, die kurze Internodien besitzen, langgestielte Blätter haben und umgekehrt, wenigstens bei den grofsblättrigen Formen. Eine eingehende Darstellung der Biologie der verschiedenen Arten auf Grund von Beobachtungen im Heimatlande derselben, würde von grofsem Interesse sein, zumal die Lebensverhältnisse sehr verschieden sind: einige, wie B. scandens, fagifolia u. a., sind Wurzelkletterer wie der Epheu, andere, wie B. Rex, haben auf der Erde, resp. Felsen, wachsende dicke Rhizome, andere wieder orthotrope Sprosse. Abgesehen von den kletternden Formen, können wir die Gesamtsymmetrieverhältnisse bei den Arten mit gestreckten Internodien (Fig. 70) vergleichen denen zusammengesetzter Blätter mit unsymmetrischen Teilblättchen (vgl. unten). Der Sprofsachse von Begonia entspricht dann ein Blattstiel der einzelnen Blätter den Teilblättchen.

Auch sonst kommen asymmetrische Blätter an orthotropen Sprossen vor, und wahrscheinlich handelt es sich dabei, wie in dem angeführten Falle der orthotropen Begonien, um eine der Einrichtungen zur Verlegung der Blattflächen nach aufsen. So bei Achimenes, einer Gesneriacee mit zwei- oder dreizähligen Blattwirteln. Die Asymmetrie der Blätter tritt hier, wie bei einigen anderen Gesneriaceen nicht immer, meist aber ziemlich auffällig hervor, und die Blätter haben dann eine ähnliche sichelförmige Krümmung, wie bei der in Fig. 70 skizzierten Begonia. Die untersuchten Sprosse von Ach. Haageana (einer Gartenform) waren aus Knöllchen entwickelt, sie standen dicht gedrängt und waren anisophyll, indem die nach innen gekehrten Blättchen kleiner waren, als die nach aufsen stehenden. Die sichelförmige Krümmung der Blattspreiten trägt nun dazu bei, die Blattfläche mehr nach aufsen zu verlegen.

Ungleiche Entwicklung der beiden Blatthälften kommt auch bei zusammengesetzten Blättern vor, durch ungleiche Gröfse der Teilblättchen, die so weit gehen kann, dafs auf einer Seite einige der Teilblättchen verkümmern. Zunächst sei erwähnt, dafs die Nebenblätter bei manchen dorsiventralen Papilionaceen auf der Oberseite (der Inflorescenzseite) gröfser sind als auf der Unterseite. Viel auffallender ist aber die Ungleichheit der Fiederblättchen selbst bei einer Anzahl von Arten, die,

soweit ich sie lebend untersuchen konnte, alle ausgezeichnet sind durch den Besitz ausgesprochen plagiotroper, niederliegender Sprosse. Diese sind zweizeilig beblättert, die eine Blatthälfte ist also nach oben, die andere nach unten gekehrt. Die Verschiedenheit ist hier zuweilen so auffallend, dafs sie selbst in der systematischen Benennung Ausdruck gefunden hat. Die Blätter von Indigofera diphylla (Fig. 71, *I*), Hosackia subpinnata, Anthyllis tetraphylla (Fig. 71, *III*) sind „einseitig gefiedert". Bei Indig. diphylla ist nur ein Fiederblättchen vorhanden auf der Oberseite. Anthyllis tetraphylla hat auf der nach oben gewendeten Seite 2—3 gröfsere, auf der nach unten gekehrten nur ein Fiederblättchen. Die Blätter sind an dem niederliegenden Sprofs schief inseriert, so dafs ihre Oberseiten schief nach der Sprofsoberseite gerichtet sind. Es ist klar, dafs diese Sprosse eine Dorsiventralität, ähnlich der von Begonia, zeigen, und dafs ebenso, wie bei den plagiotropen Sprossen von Begonia, diejenigen Blatthälften reduziert erscheinen, welche die schwächer beleuchteten sind. Dabei ist bemerkenswert, dafs diese Erscheinung innerhalb des Verwandtschaftskreises der Leguminosen unabhängig bei verschiedenen Gattungen aufgetreten ist. Es fiel mir dies besonders auf bei einigen sizilianischen Papilionaceen. Lehrreich ist Hedysarum capitatum (Fig. 71, *II*). Die Blätter der radiären orthotropen Grundrosette sind symmetrisch, d. h. es sind rechts und links gleich viel Fiederblättchen vorhanden: bei den weiterhin sich entwickelnden niederliegenden (plagiotropen) Sprossen dagegen fehlen auf der einen (dem Boden zuliegenden) Blatthälfte ein oder zwei Fiederblättchen. Dasselbe beobachtete ich bei Vicia Cracca, bei der auch die auf der Sprofsoberseite stehenden Nebenblätter gröfser sind als die der Unterseite. Auch Hymenocarpus (Fig. 71 *IV*) hat solche asymmetrischen Blätter, und es liefse sich noch eine Reihe von Fällen anführen. Die weniger ausgebildete Hälfte des Blattes ist, wenn Seitensprosse oder Inflorescenzen in der Blattachsel vorhanden sind, von diesen teilweise bedeckt. So fand ich denn auch bei Anth. tetraphylla, dafs die kleinen, dem Verkümmern zuneigenden Fiederblättchen auch anatomisch anders beschaffen sind als z. B. die grofsen Endblättchen. Die ersteren sind nur halb so dick als die letzteren; während diese zwei Reihen von Pallisadenzellen besitzen, haben jene entweder keine deutlichen Pallisaden oder doch nur eine Reihe ganz kurzer pallisadenähnlicher Zellen. Mit anderen Worten, ihr Bau erinnert an den der Schattenblätter, und es ist auch dies ein Grund, der wahrscheinlich macht, dafs die Reduktion oder gänzliche Verkümmerung bedingt war durch die Lage der hinteren Blatthäfte, die schon durch ihre Stellung,

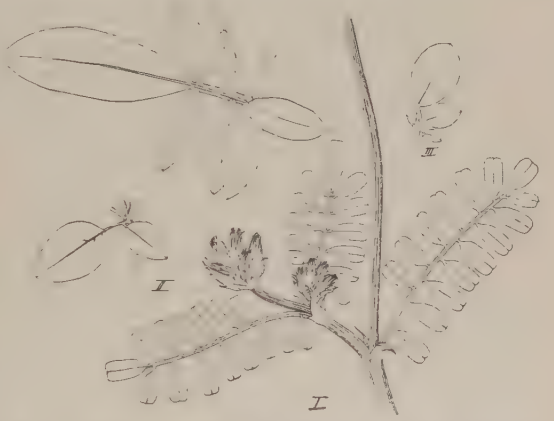


Fig. 71. Ungleichseitig ausgebildete Blätter verschiedener Papilionaceen. *I* Hedysarum capitatum; *II* Indigofera diphylla: *III* Anthyllis tetraphylla; *IV* (Nummer aus Versehen weggeblieben) Hymenocarpus circinnatus.

namentlich aber auch durch Verdeckung von seiten der Achselsprosse weniger Licht erhält als die vordere.

B. Asymmetrische und ungleich grofse Teilblättchen.

Es sollen hier zweierlei Verhältnisse besprochen werden. Einmal die asymmetrische Ausbildung, wie sie bei vielen Teilblättchen auftritt, und dann die ungleiche (aber nicht eine Asymmetrie des ganzen Blattes bedingende) Ausbildung der einzelnen Teilblättchen eines zusammengesetzten Blattes.

a) Es ist eine ungemein häufige Erscheinung, dafs bei einem zusammengesetzten Blatte das Endblättchen symmetrisch, die Seitenblättchen asymmetrisch sind; aus der grofsen Anzahl von Beispielen seien nur einige genannt: Rubus-Arten, Papilionaceen (z. B. Tetragonolobus, Phaseolus), Juglans, Chelidonium, Fraxinus, Heracleum, also Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen. Nennen wir die der Blattspitze zugekehrte Hälfte eines Fiederblättchens seine obere, so ist gewöhnlich die untere Hälfte hier die gröfsere, selten die obere, so z. B. bei Cedrela amara, Caesalpinia Sappan, Tamarindus indica, Pflanzen, die hier, weil sie mir lebend vorlagen, genannt seien. Decandolle[1]) hat ausdrücklich betont, dafs bei asymmetrischen Blättchen stets die untere Hälfte die gröfsere sei, was dem eben Angeführten zufolge nicht allgemein zutrifft. Hofmeister hat die Asymmetrie der Seitenblättchen auf eine einseitige Wirkung der Schwerkraft zurückzuführen gesucht; er sagt (Allg. Morphologie p. 592): „Die Seitenblättchen sehr vieler zusammengesetzter, gefiederter und gefingerter Blätter zeigen deutlich ein Überwiegen des Umfangs der hinteren Spreitenhälfte über den der vorderen. Ist an solchen Blättern ein Endblättchen vorhanden, so sind dessen beide Längshälften gleichmäfsig ausgebildet. Beispiele: Pavia macrostachya, Aesculus Hippocastanum, Ptelea trifoliata, Staphylea trifoliata, Rosa pomifera und gallica, Sorbus Aucuparia, Rubus Idaeus und fruticosus, Pterocarya caucasica, Robinia viscosa, Cytisus Laburnum, Gleditschia horrida, Sophora japonica, Vitex agnus castus." Die Lagenverhältnisse der Blättchen seien innerhalb der Knospen die verschiedensten und demgemäfs ein Einfluss der Schwerkraft scheinbar nicht vorhanden. Eine genauere Untersuchung zeigt aber, dafs in allen beobachteten Fällen in der geschlossenen Knospe ein Unterschied in der Gröfse der Blättchenhälften nicht besteht; sie zeigen keine merklichen oder doch keine irgend konstanten Differenzen der Breite dieser Hälften (konstatiert bei Vitex, Staphylea, Rosa, Pterocarya . . . . .). Die Differenz des Wachstums der Blättchenhälften tritt erst während der Entfaltung der Knospen ein. Während dieser sind aber die späterhin hinteren Blättchenhälften stets die oberen, mit ihren Rändern gegen den Zenith gekehrten."

Es unterliegt aber für mich keinem Zweifel, dafs diese Auffassung nicht haltbar ist, schon was ihre in dem letzten Satze angeführte thatsächliche Begründung betrifft. Vielmehr schliefse ich mich Spencer an, wenn er (a. a. O. p. 144) sagt: „Wie weit solche Verschiedenheiten in der Ausbildung auf der Lage der Teile in der Knospe beruhen, wie weit der Raum, welcher den einzelnen Teilen nach ihrer Entfaltung zugemessen ist, dieselben beeinflufst, und inwiefern die Teile überdies durch Verschiedenheiten in ihren Relationen zum Lichte abgeändert werden, ist schwer zu sagen." Eine Beeinflussung durch die Knospen-

[1]) Organographie végétale I p. 346.

lage liefse sich z. B. für die in Fig. 72 abgebildete Bauhinia annehmen, deren Teilblättchen sehr stark asymmetrisch sind. Die Asymmetrie macht sich schon früh geltend, sie ist entgegengesetzt Hofmeister's Angabe schon lange vor der Entfaltung vorhanden. Der obere Rand des Blattes ist hier von dem verkümmernden Blattende gedeckt und geschützt, das untere Ende liegt frei zwischen den muschelförmig zusammenschliefsenden Nebenblättern, damit steht vielleicht die schwächere Ausbildung der oberen Blättchenhälfte in Beziehung. Dafs in anderen Fällen die kleinere Hälfte die ist, welche eine günstige Lichtausnutzung ermöglicht, indem Beschattung vermieden wird, hat gleichfalls schon H. Spencer hervorgehoben. Indes ist bis jetzt kein Fall bekannt, in welchem es gelungen wäre, die Asymmetrie experimentell zu verhindern oder hervorzurufen.

Fig. 72. Bauhinia sp. Sprofsspitze. Die Blätter haben zwei frühzeitig stark asymmetrisch werdende Teilblättchen, an der Basis jedes Blattes zwei Nebenblätter.

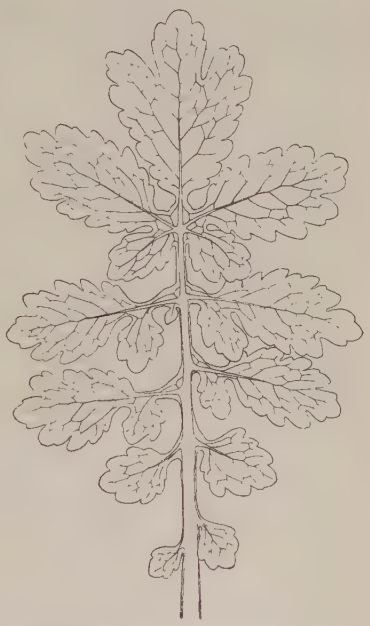


Fig. 73. Blatt von Chelidonium majus (um die Hälfte verkleinert). Asymmetrische Gestalt der Blattfiedern.

Die Blattbildung von Chelidonium majus möchte ich, weil sie besonders lehrreich ist, hier kurz besprechen (vgl. Fig. 73). Das Endblättchen und die untersten Seitenblättchen sind annähernd symmetrisch, die untersten Seitenblättchen stehen aber in einem Winkel von annähernd 45° von der Blattspindel ab. Die oberen Seitenblättchen sind stark asymmetrisch, namentlich dadurch, dafs ihr unterster Seitenlappen stark vorspringt. Demselben entspricht an dem weiter nach unten stehenden Fiederblatt ein Ausschnitt, entsprechend der Stelle, auf welche bei Beleuchtung von oben der Schatten des Lappens fallen würde. Die einzelnen Teilblättchen sind übrigens nicht in der Fläche der Endblättchen ausgebreitet, sondern machen mit derselben einen Winkel; die untersten Seitenblättchen weichen durch ihre schiefe Stellung der Beschattung durch die oberen aus. Wenn dieser Fall, wie andere, sich also teleo-

logisch durch die Beziehung zum Lichte zurechtlegen läfst, so wissen wir doch über sein Zustandekommen nichts.

Ein Beispiel dafür, dafs von den Teilblättchen eines Blattes (von dem Endgliede hier ganz abgesehen) die einen symmetrisch, die andern asymmetrisch sein können, bietet uns das Blatt von Mimosa sensitiva, welches in Fig. 74 abgebildet ist. Das Blatt ist doppelt gefiedert, der Endteil verkümmert. Die Fiederblättchen sind von sehr ungleicher Gröfse, die gröfseren Fiederblättchen sind stark asymmetrisch, die kleineren annähernd symmetrisch. Teleologisch sind die Symmetrieverhältnisse hier leicht verständlich. Wäre bei den asymmetrischen Fiedern die kleinere Hälfte so grofs wie die gröfsere, so würden Deckungen stattfinden; bei den inneren Blättchen, die viel kleiner sind, liegt nur eine Ausfüllung des Zwischenraumes zwischen den gröfseren vor.

An die Pflanzen mit ungleichseitigen Teilblättern schliessen sich die an, welche ungleichseitige Nebenblätter haben, was bei vielen Leguminosen (z. B. Arten von Vicia, Pisum (Fig. 75), Orobus, Lathyrus),

Fig. 74. Blatt von Mimosa sensitiva (natürl. Gröfse). An der Basis jeder der beiden Hauptfiedern zwei „Stipellen" (verkümmerte Fiedern zweiter Ordnung).

Fig. 75. Sprofsstück von Pisum sativum. Die Nebenblätter (*n*) des gefiederten Blattes sind stark asymmetrisch. (Lehrb.)

ferner Rosaceen (Spiraea Ulmaria, Agennonia u. a.) der Fall ist. Durch welche Faktoren hier die Asymmetrie bestimmt wird, ist ganz unbekannt; wir können auch hier nur sie einerseits in Beziehung bringen zur Lage und andererseits zur Funktion der Nebenblätter. Überall ist der dem Blatte abgekehrte Teil des Nebenblattes derjenige, welcher das stärkere Wachstum aufweist und dadurch wohl zum Knospenschutz geeigneter wird. Besonders interessant in dieser Beziehung ist Lathyrus Aphaca (Fig. 76, 77); hier sind nämlich die Nebenblätter, die an den ausgebildeten Blättern stehen, asymmetrisch, die an den verkümmerten oder zu Ranken umgebildeten symmetrisch. Dafs in teleologischer Beziehung die einseitig geförderte Ausbildung der Nebenblätter verständlich ist, zeigt ein Blick auf Fig. 78, welche einen Querschnitt durch die Knospe einer blühenden Pflanze von Vicia Cracca darstellt. Die Blätter sind hier wie bei den andern Papilionaceen zweizeilig gestellt und der Länge nach eingefaltet, ebenso jedes einzelne Fiederblättchen. Da die Blätter auf der Aufsenseite stark behaart sind, ist so die Knospe gut geschützt. Oben und unten aber finden sich zwei breite Längsstreifen, welche durch die Stipeln (st_1—st_6) bedeckt werden. Es ist klar, dafs der Schutz,

den sie der Knospe verleihen, ein um so besserer sein wird, je mehr sie nach der dem Blatte abgekehrten Seite sich ausdehnen, weil hier ja

Fig. 76. Lathyrus Aphaca. Keimpflanze. Die Nebenblätter sind an den beiden unteren Blättern, bei denen die Blattspreite ausgebildet ist, asymmetrisch, bei den oberen, wo die Blattspreite verkümmert ist, symmetrisch.

Fig. 77. Querschnitt durch die Sprofsspitze von Lathyrus Aphaca. Die grofsen Nebenblätter übernehmen allein den Schutz der Stammknospe.

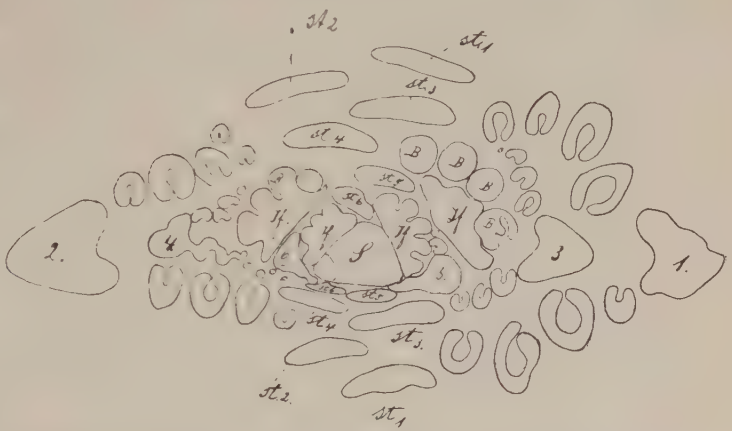


Fig. 78. Vicia Cracca. Querschnitt durch eine Sprofsspitze. *1—6* Blätter (mit Fiederblättchen), die zugehörigen Nebenblätter st_1—st_6 füllen oben und unten die Räume zwischen den Blättern aus und tragen so zum Schutze der Knospen bei.

Fig. 79. Vicia Cracca. Querschnitt durch eine Hauptachse (*H*). In der Achsel des Blattes links steht die Inflorescenz *J*, unterhalb derselben der „Beisprofs“ *S*, der auch schon axilläre Inflorescenzen hervorgebracht hat, die durch Schraffierung angedeutet sind. Die Symmetrieebene des Sprosses *S* steht nahezu parallel mit der des Hauptsprosses; die Inflorescenzen sind in beiden nach der Lichtseite hin gerückt.

die nicht vom Blatte selbst geschützten Stellen sich finden. Dies einseitige Wachstum erfolgt, soweit gelegentliche Beobachtungen von Lathyrus sativus ein Urteil gestatten, erst verhältnismäfsig spät, ursprünglich werden die Stipeln symmetrisch angelegt. Wenn wie bei Lath. Aphaca das Blatt selbst am Schutz der Knospe so gut wie unbeteiligt ist (Fig. 77), so fällt auch die oben hervorgehobene Beziehung weg, das Nebenblatt mufs den ganzen Knospenschutz übernehmen, und es ist wenigstens teleologisch verständlich, dafs damit denn auch die Asymmetrie

Fig. 80. Euptiłota plumosa (nach Cramer). An dem Langtriebe stehen die Kurztriebe in fiederiger Anordnung; bei jedem Fiederpaar bleibt abwechselnd die rechte und dann die linke Fieder im Wachstum zurück.

Fig. 81. Geum bulgaricum. Blatt (verkleinert). Die Endfieder ungemein stark vergröfsert, die Seitenfiedern von ungleicher Gröfse, meist abwechselnd kleinere und gröfsere Paare.

fällt. Dafs entwicklungsgeschichtlich die starke Entwicklung der Aufsenseite mancher Papilionaceen-Nebenblätter erst verhältnismäfsig spät auftritt, spricht gleichfalls dafür, dafs es sich um einen sekundären Anpassungscharakter handelt.

b) Der Fall von Mimosa sensitiva bietet zugleich ein Beispiel für die verschiedene Entwicklung der Fiederblättchen eines und desselben Blattes[1]). Dieselbe Erscheinung kehrt bei Blättern von Pflanzen ver-

[1]) Ich sehe dabei von den weniger auffallenden Gröfsendifferenzen ab, die vielfach vorkommen, und die namentlich darin begründet sind, dafs die zuletzt angelegten Teile eines zusammengesetzten Blattes nicht mehr die Gröfse der früher entstandenen erreichen.

schiedener Verwandtschaftskreise wieder. So bei denen, welche die Terminologie als „unterbrochen gefiedert" bezeichnet, so z. B. Solanum tuberosum, Geumarten (vgl. Fig. 81), Potentilla anserina, Spiraea filipendula u. a. In allen diesen Fällen bleiben im Verlauf der Entwicklung einzelne Fiederblättchen im Wachstum gegenüber den anderen zurück. Auch hier wird durch dies Kleinbleiben eine für die Lichtausnützung vorteilhafte Anordnung erreicht. Die klein bleibenden Blättchen füllen die Zwischenräume zwischen den gröfseren aus. Auch hier können wir wieder von niederen Pflanzen ein ganz entsprechendes Gestaltungsverhältnis anführen: Wir sehen bei der in Fig. 80 abgebildeten Alge, dafs abwechselnd rechts und links ein Kurztrieb in der Entwicklung zurückbleibt, der Langtrieb ist „unterbrochen gefiedert". Die Regulierung geschieht wahrscheinlich durch Korrelation der einzelnen Blattteile unter sich: die Vergröfserung einiger bedingt das Kleinbleiben anderer, an sich ebenso entwicklungsfähiger. Wenigstens scheint bei den Blättern höherer Pflanzen keine bestimmte Regel dafür vorhanden zu sein, welches Teilblättchen klein bleibt.

Dagegen ist bei anderen das Kleinbleiben durch die Lage bestimmt. Die der Achse zugekehrten Teilblättchen der Kastanie, von Lupinus und vielen anderen bleiben kleiner als die ihr zugekehrten und bewirken so eine Verlegung der Blattfläche nach aufsen. Die kleiner bleibenden Blättchen sind in diesen Fällen wohl immer die zuletzt angelegten.

Einen interessanten Fall bietet das Blatt von Geum bulgaricum (Fig. 81). Hier ist das Blatt gewissermafsen im Begriff, aus einem gefiederten und zwar einem unterbrochen gefiederten wieder zu einem einfachen zu werden. Das Endblättchen hat sich bedeutend vergröfsert, es stellt sich so, dafs der Anschein eines schildförmigen Blattes zustande kommt. Die Seitenfiedern werden dadurch fast ganz verdeckt und werden dementsprechend auch sehr reduziert. Immerhin kann man ihre Gröfsenverschiedenheiten noch erkennen. Bei anderen Geumarten ist die Verschiedenheit des Endblättchens von den Seitenfiedern nicht so grofs, wie bei G. bulgaricum.

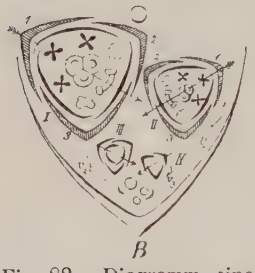
§ 5.

Symmetrieverhältnisse von Blüten und Inflorescenzen.

Dafs auch bei den Blüten die Unterscheidung zwischen radiärer und dorsiventraler Ausbildung hinreicht, wurde oben schon betont. Es erscheint ganz zwecklos, unter den radiären Blüten solche zu unterscheiden, welche sich durch zwei oder mehr Symmetrieebenen teilen lassen, und solche, bei denen dies nicht der Fall ist. Ersteres ist nur möglich bei cyklischen Blüten, letzteres tritt ein bei acyklischen; für eine allgemeinere Betrachtung ist aber dieser Unterschied gleichgültig; die Bezeichnungen „regelmäfsig" und „unregelmäfsig" werden am besten ganz vermieden werden. Bei den meisten dorsiventralen Blüten geht die Symmetrieebene durch die Mediane des Deckblattes („medianzygomorphe" Blüten), seltener ist sie transversal zu letzterer (Corydalis, Fumaria, bei denen eins der beiden transversalen Deckblätter gespornt ist), Wachendorffia thyrsiflora [1]) u. a. Die Blüten von Fumaria und

[1]) Vgl. Eichler in Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde. Berlin 1880.

Corydalis drehen sich aber später um 90°, so dafs der ursprünglich seitliche Sporn in die Medianebene zu liegen kommt. Schräge Lage der Symmetrieebene ist bei Blüten, die in cymösen Inflorescenzen stehen, nicht selten (Commelynaceen, Aesculus u. a.). Nicht der cymöse Charakter der Inflorescenz, sondern die Stellung der Blüten zu einander ist dabei ausschlaggebend. Sehen wir uns z. B. das Diagramm eines Blütenstandes von Commelyna coelestis an (Fig. 82), so sehen wir, dafs die einzelnen Blüten alle zwar schräg zygomorph sind, dafs sie aber dadurch die Seite, welche die unfruchtbaren Staubblätter enthält, alle nach der Aufsenseite des zickzackförmigen Blütenstandes kehren. Es kann nicht bezweifelt werden, dafs dies mit den Bestäubungsverhältnissen in direktester Beziehung steht. Diese bis jetzt kaum beachtete Symmetriebeziehung der einzelnen Blüten zu einander, die Unterordnung der Symmetrie der Einzelblüte unter die Gesamtsymmetrie einer Inflorescenz, kommt selbst bei ganz unsymmetrischen Blüten in Betracht. Bei Calathea sitzen die Blüten paarweise. Jede einzelne derselben ist so gebaut, dafs sie nicht durch einen Schnitt symmetrisch geteilt werden kann, die beiden Blüten zusammen aber bilden ein symmetrisches Ganze[1]). Ganz unsymmetrisch sind auch die Blüten von Valeriana.



B

Fig. 82. Diagramm eines Blütenstandes von Commelyna coelestis (nach Eichler). Die Pfeile geben die Symmetrieebene der Blüten an; sie kehren alle dieselbe Seite nach aufsen, und zwar die, an der die unfruchtbaren (durch Kreuze bezeichneten) Staubblätter stehen.

Was nun die dorsiventralen Blüten anbelangt, so sind zunächst zwei Fälle zu unterscheiden. Entweder sind nämlich die Blüten radiär angelegt und werden erst im Verlauf der Weiterentwicklung dorsiventral, oder sie sind schon von Anfang an dorsiventral, es tritt die Dorsiventralität schon am Vegetationspunkt der Blüten in der Art und Weise der Anlegung der Blütenorgane auf[2]) (Reseda, Papilionaceen). Die letzteren Fälle sind aber in der Minderzahl; die meisten dorsiventralen Blüten sind radiär angelegt und werden erst dorsiventral. Der Zeitpunkt, in welchem dies geschieht, kann ein verschiedener sein. Der primitivste Fall ist der, wenn der Übergang während der Entfaltung der Blütenknospe erfolgt, wobei die Lage der Blütenteile sich so ändert, dafs eine dorsiventrale Ausbildung sich ergiebt. Diese Lagenänderung erfolgt, wie für einige Beispiele nachgewiesen ist, als Reaktion auf äufsere Einflüsse[3]). Dahin gehören z. B. Epilobium angustifolium und Epiphyllum truncatum, bei denen die dorsiventrale Ausbildung der Blüten nach der Entfaltung durch geotropische Reaktionen bedingt wird, während Focke die Krümmung, welche der Griffel von Lilium auratum und lancifolium ausführt, als eine heliotropische betrachtet. Die Darstellung der Einzelheiten dieser Bewegungen gehört mehr in die Experimentalphysiologie. Hier sei zunächst noch hervorgehoben, dafs

[1]) Darauf hat — wie auf so vieles andere — schon Hofmeister aufmerksam gemacht (Allgem. Morphol. p. 581). Betreffs der Symmetrie von Zingiberaceen vgl. F. Müller, Schiefe Symmetrie bei Zingiberaceenblumen. Ber. der D. bot. Ges. V p. 99.

[2]) Vgl. die ausführliche Darstellung der Blütenentwicklung im speciellen Teile.

[3]) Dufour, Sur l'influence de la gravitation sur les mouvements de quelques organes florissants (Arch. d. scienc. phys. et nat. III, 14); Vöchting, Über Zygomorphie und deren Ursachen. Pringsh. Jahrb. XVI. Bd.

in diese Kategorie wahrscheinlich auch die Pflanzen gehören, bei denen an einem und demselben Exemplar oder bei verschiedenen Exemplaren derselben Art radiäre und dorsiventrale Blüten vorkommen. An demselben Stock von Saxifraga stellaris sind, wie H. Müller[1]) angiebt, die gerade nach oben gerichteten Blüten radiär, die seitlich gerichteten zum Teil dorsiventral (indem die oberen Blumenblätter etwas schmäler sind und kleinere gelbe Flecke haben). Bei Soldanella pusilla finden sich Stöcke mit senkrecht herabhängenden Blüten, die ringsum gleichgestaltet sind, und andere mit schräg abwärts geneigten, unten etwas weiter ausgebreiteten Blumenkronen[2]).

Für uns ist in den angeführten Fällen von Interesse, dafs die Dorsiventralität durch äufsere Faktoren induziert wird, und zwar geschieht das erst spät, nach dem Öffnen der Blüten, während bei der zweiten Kategorie von Blüten die dorsiventrale Ausbildung schon vor der Entfaltung erfolgt. Zunächst möchte ich darauf hinweisen, dafs hierbei in physiologischer Beziehung, wie Noll[3]) zuerst nachgewiesen hat, zweierlei Gruppen dorsiventraler Blüten zu unterscheiden sind. Diejenigen, welche Noll als „wesentlich" zygomorph bezeichnet, sind dadurch charakterisiert, dafs sie sich stets in bestimmter Weise orientieren, und zwar gewinnen sie ihre „Normalstellung" (wobei sich der Blüteneingang stets der Inflorescenzachse abwendet, die Rückenseite nach oben, die Bauchseite nach unten), in der der Insektenbesuch am günstigsten stattfinden kann, wenn sie aus derselben gebracht werden, durch bestimmte Orientierungsbewegungen wieder, sie reagieren also auf Lagenveränderungen anders als radiäre Blüten. „Unwesentlich" zygomorph sind dagegen die Blüten, die am Rande der Inflorescenzen von manchen Cruciferen (Iberis u. a.), Umbelliferen (Heracleum, Coriandrum u. a.), Compositen, Dipsaceen etc. stehen. Sie werden dadurch im morphologischen Sinne dorsiventral, dafs der nach aufsen gekehrte Teil der Blumenkrone sich stärker entwickelt als der innere. Diese Blüten reagieren auf Lagenänderungen ebenso wie ihre radiär gebliebenen Schwesterblüten, sie dienen lediglich zur Verstärkung des Schauapparates der ganzen Inflorescenz. Zur Bestäubung der Einzelblüten steht die Dorsiventralität der Blumenkrone in keiner direkten Beziehung.

Dies zeigt sich namentlich auch dadurch, dafs in manchen Fällen dasselbe Resultat erzielt wird, ohne dafs die Blumenkrone, das Androeceum und Gynoeceum eine dorsiventrale Ausbildung zeigen. So bei einigen Rubiaceen. Als ich vor einigen Jahren einen Ausflug in die Bor Ghats in Indien machte, fielen mir Sträucher auf, an deren leuchtend roten Blüten ich von weitem weifse Schmetterlinge sitzen zu sehen glaubte. Es war dies eine Mussaendaart, über deren Blüten ich damals folgendes notierte: „An einzelnen der äufseren Blüten des Blütenstandes ist von den fünf Kelchblättern eines ungemein vergröfsert und einem Laubblatt ähnlich geworden, nur dafs es ganz und gar chlorotisch ist und keine Spur von Chlorophyll enthält. Durch diese weifsen Blätter wird der Blütenstand von weitem auffallend. Die inneren Blüten haben fünf pfriemenförmige kleine Kelchblätter." Ähnlich ver-

[1]) H. Müller, Alpenpflanzen etc. p. 535.

[2]) Einen ähnlichen Fall bildet Herbert Spencer für Campanula ab (Principien der Biologie II p. 160).

[3]) Noll, Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, herausgeg. von Sachs, III. Bd.

hält sich auch Pogonopus Ottonis, eine andere Rubiacee, die ich später in Venezuela antraf. Bei diesen Rubiaceen werden also nur einzelne Kelchblätter der peripherisch gestellten Blüten anders ausgebildet, sonst bleibt die Blüte radiär. Diese Fälle sind auch, wenn man das Zustandekommen der Blütendorsiventralität kausal zu erklären versucht, offenbar von den anderen zu unterscheiden. In den meisten hierher gehörigen Beispielen werden derartige Blüten radiär angelegt, aber durch Förderung des äufseren Teiles der Blütenhülle dann dorsiventral. Auch bei den „wesentlich" dorsiventralen Blüten erfolgt die Dorsiventralität durch verschiedene Ausbildung der radiär angelegten Blütenteile oder dadurch, dafs die inneren Blütenteile in anderer Zahl angelegt oder ausgebildet werden als die äufseren; oft genug sind auch beide Vorgänge kombiniert, dann aber gewöhnlich in der Weise, dafs daraus eine dorsiventrale Blüte resultiert, oder, mit anderen Worten, die Symmetrieverhältnisse der einzelnen Blütenkreise ändern sich nicht unabhängig von einander. Beispiele dafür bietet jedes systematische Werk, namentlich Eichlers Blütendiagramme. Es sei an der Hand der Fig. 82 hier nur darauf hingewiesen, wie eine radiär angelegte Blüte durch verschiedenartige Ausbildung des Androceums dorsiventral werden kann. Die Blüten von Commelyna bestehen wie die der meisten Monokotylen aus fünf dreizähligen Quirlen, eine radiäre Anordnung, welche eine symmetrische Teilung durch drei verschiedene Schnittrichtungen gestattet. Es bilden sich aber von den sechs Staubblättern nur drei vollständig aus, die drei anderen (in der Figur durch schwarze Kreuze bezeichnet) sind steril und weichen auch durch die Form ihrer kreuzförmig-vierlappigen Antheren von den vorderen fruchtbaren ab. Infolge davon ist die Blüte dorsiventral geworden, sie ist nur durch einen Schnitt symmetrisch teilbar, und in Verbindung damit zeigt das in die Symmetrieebene fallende Staubblatt eine andere Ausbildung als die beiden anderen, namentlich besitzt es ein breiteres Konnektiv. Dieselbe Änderung der Symmetrie würde eingetreten sein, wenn die drei äufseren Staubblätter ganz verkümmert wären, wie denn solche Verkümmerungen sehr häufig eintreten. Namentlich ist aber, wie in der Morphologie der Blüte noch ausführlicher zu zeigen sein wird, die Zahl der Fruchtblätter häufig reduziert, wodurch die Gesamtsymmetrie der Blüte beeinflufst wird. Ihren augenfälligsten Ausdruck aber findet die letztere in der Ausbildung der Blütenhülle, speciell der Blumenkrone. Es braucht nur erinnert zu werden an die „lippenförmigen", zungenförmigen und „maskierten" Blüten, das Auftreten von Spornen u. s. w.

Die soeben kurz geschilderten Verhältnisse haben früh schon Veranlassung zu Versuchen einer teils teleologischen, teils kausalen Erklärung gegeben. Schon Christian Konrad Sprengel[1]) hat in ersterer Beziehung auf die Gesichtspunkte hingewiesen, welche auch heute noch (wenngleich teilweise in anderer Auffassung) als die wichtigsten zu betrachten sind. „Drey Umstände sind es, aus welchen man, wie so vieles andere, was die Struktur der Blumen betrifft, also auch, warum sie regulär[2]) oder irregulär[3]) sind, erklären kann. Der erste ist die Inflorescenz oder die Art und Weise, wie die Blumen an den Stengel

[1]) Das entdeckte Geheimnis der Natur etc. Berlin 1793 p. 37. Vgl. auch Delpino zigomorfia florale et sue cause, Malpighia I p. 245—262, Robertson, zygomorphy and its causes bot. gazette 1888.

[2]) = radiär.

[3]) = dorsiventral.

oder an die Zweige einer Pflanze angefügt sind. Der zweite ist, dafs die Regentropfen, wenigstens bei einer Windstille, perpendikulär auf die Blumen herabfallen. Der dritte ist die Absicht der Natur, dafs die Insekten die Blumen befruchten sollen, wenn man dabey zugleich auf die natürliche Stellung der Insekten Rücksicht nimmt, welche im Fliegen allezeit und im Stehen und Gehen gewöhnlich die aufrechte ist." Bei einer gerade aufrecht stehenden oder gerade herabhängenden Blüte sei weder von seiten der Insekten, noch der des Regens die geringste Ursache gegeben, warum sie nicht radiär sein sollte, das Insekt müsse sie, wo es auch sich setze, befruchten können, während „horizontale" Blumen, weil sie eine obere und untere Seite haben[1]), und das Insekt sich jedesmal auf die untere setzt und auf einer von beiden hineinkriecht, irregulär sein müssen . . . . (a. a. O. p. 42).

Es lag nach Aufstellung des Selektionsprinzips nahe, das Auftreten der Dorsiventralität an Blüten dadurch zu „erklären", dafs man auf die Vorteile hinwies, welche daraus entspringen. „Der zygomorphe Bau der Blume lockt Kreuzungsvermittler an und schliefst unnütze Honigräuber aus. Es werden mehr Samen durch Kreuzung erzeugt, und die daraus hervorgehenden Pflanzen zeigen sich widerstandsfähiger und lebenskräftiger als die durch Inzucht entstandenen. Je besser sich der Blütenbau den Kreuzungsvermittlern anpafst, um so kräftigerer Nachwuchs wird erzeugt, der die Eigenschaften der bestangepafsten Individuen auf die Nachkommen übertragen wird" (Focke). Wenn aber diese Blütenformen zu stande gekommen wären, lediglich durch Variieren nach beliebigen Richtungen hin und Überleben des Passendsten, so ist nicht einzusehen, warum nicht auch viele Endblüten dorsiventral geworden sind. Zudem giebt es auch windblütige Pflanzen, deren Blüten wie die vieler Gräser dorsiventral sind[2]) (es sind nur die beiden unteren lodiculae ausgebildet, die obere ist als nutzlos meist verkümmert, die Blüte ist eine unzweifelhaft dorsiventrale). Meines Erachtens mufs das in der Stellung der Blüten liegende Moment besonders hervorgehoben und das Verhalten der erst nach der Entfaltung dorsiventral werdenden Blüten als Ausgangspunkt genommen werden. Seitenblüten kommen in anderer Stellung zu den äufseren Kräften als die Endblüten. Je nach der Empfänglichkeit der ersteren für äufsere Faktoren wird dadurch die Blütengestalt mehr oder weniger früh geändert werden. Diese Veränderungen können erblich geworden sein, und derartige Blütenformen werden allerdings anderen gegenüber begünstigt sein. Dabei verkümmern dann vielfach Teile der Blüte, die nach Eintritt der dorsiventralen Ausbildung nutzlos geworden sind. Indes können auch Seitenblüten radiär bleiben, wie bei vielen Malvaceen.

Ganz abzuweisen sind meines Erachtens die rein mechanischen Erklärungsversuche, wie zuerst einer von A. P. De Candolle versucht wurde. Er erwähnt in seiner „Théorie élémentaire" (1819), dafs die Stellung der Blüten von grofsem Einflufs auf ihre Symmetrieverhältnisse sei. Jede Blüte, die von Natur terminal, aufrecht und einzeln stehend sei, sei radiär, auch wenn sie einer Familie mit gewöhnlich dorsiventralen

[1]) Sprengel hat damit derartige Blüten sehr richtig schon als dorsiventrale bezeichnet; denn darauf kommt es an, dafs eine obere und eine untere Seite vorhanden ist, während das im Ausdruck „zygomorph" enthaltene Gleichheitsverhältnis von rechter und linker Seite im Grunde nebensächlich ist.

[2]) Darwin (Form of flowers etc. p. 147) hatte hervorgehoben, dafs keine windblütige Pflanze mit dorsiventralen Blüten bekannt sei.

Blüten angehöre (z. B. Asarum unter den Aristolochieen); wenn aber unter einer Terminalblüte Seitenblüten entstehen, so werden diese unter dem Druck ihrer Nachbarn stehen[1]) und mehr nach aufsen wachsen, wo der Druck kleiner sei. Auch andere Faktoren (Ungleichheit gegenüber der Ernährung, der Luft und dem Lichte) können eine Rolle spielen. Wo bei Pflanzen, die normal keine Terminal-, sondern nur stark dorsiventrale Seitenblüten haben, Endblüten auftreten (wie gelegentlich bei einigen Labiaten), sind diese Terminalblüten radiär[2]), auch weist er darauf hin, dafs aufserdem bei der Änderung der Blütensymmetrie Korrelationserscheinungen zwischen den einzelnen Blütenteilen in Betracht kommen.

Hofmeister nimmt auch bei den dorsiventralen Blüten (ähnlich wie bei den dorsiventralen Sprossen) eine kausale Beziehung zur Schwerkraft an (Allg. Morph. S. 581). Endlich haben wir Versuche, wie Darwin hervorhebt[3]), welche die Insekten selbst dafür verantwortlich machen wollen, welche durch von ihnen ausgeübte Reize die Blütenform beeinflussen sollen[4]). So sagt z. B. Henlow[5]): „I regard this cause as issuing from the insect itself, namely the mechanical influence of its weight and pressures." Wie dies die Thatsache erklären soll, dafs bei den Orchideen und anderen Pflanzen die richtige Orientierung der Blüte erst bei der Entfaltung erfolgt, ferner die oben erwähnten dorsiventralen Randblüten, vermag ich nicht einzusehen, die ganze Vorstellung ist eine subjektive Vermutung ohne irgend welchen thatsächlichen Beleg, und im Grunde sind wir über die von Sprengel und De Candolle aufgestellten Gesichtspunkte in dieser Frage nicht viel hinaus gekommen: wir wissen, dafs dorsiventrale Ausbildung der Blüten in den meisten Fällen mit den Bestäubungsverhältnissen zusammenhängt und nur an Seitenblüten vorkommt.

Inflorescenzen[6]).

Wie bei den Blüten haben wir auch hier zwei Fälle: solche Inflorescenzen, die radiär angelegt sind und erst durch Drehung (sei es der Blütenstiele oder der Internodien der Inflorescenzachse) dorsiventral werden, und solche, bei denen schon von Anfang an Dorsiventralität vorhanden ist. Die Blüten an dorsiventralen Inflorescenzen sind meist nur mit einem kurzen Stiele versehen, der Inflorescenzachse kommt die Aufgabe zu, sie für die Bestäubung etc. in die richtige Lage zu bringen. Was zunächst die Beziehungen zu den Lebensverhältnissen anbetrifft, so haben wir zwei Fälle zu unterscheiden. Dorsiventrale Inflorescenzen finden sich nämlich sowohl bei windblütigen, als bei insektenblütigen Pflanzen.

1. Windblütige Pflanzen. In den Inflorescenzen von Urtica dioïca, Dorstenia, einiger Gramineen u. a. stehen die Blüten (und bei Urtica dioïca u. a. auch die Inflorescenzäste) alle auf einer Seite der Inflorescenz

[1]) Dafür fehlt es an jedem Beweis, ebenso wie in den andern Fällen, in denen man „Druck" als gestaltbeeinflussendes Moment angenommen hat.

[2]) Auch bei anderen Pflanzen treten solche „Pelorien" auf. Vgl. betr. derselben den Abschnitt IV.

[3]) Darwin, Form of flowers etc. p. 147.

[4]) Vgl. Nägeli, Mech.-physiol. Theorie der Abstammungslehre, wo der Einfluss des Krabbelns der Insekten in phantastischer Weise für die Gestaltung der Blumenkrone etc. verantwortlich gemacht wird.

[5]) Henslow, floral structures p. 103.

[6]) Vgl. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, herausgeg. von Sachs, II. Bd. 3. Heft. 1880.

und zwar auf der nach oben gekehrten. Was die biologische Bedeutung dieser Anordnung bei Urtica dioica betrifft, so ist eine solche vielleicht im Zusammenhang damit zu finden, dafs die Antheren hier explodieren. Der in Form kleiner Staubwölkchen zerstreute Pollen wird eher Aussicht haben, durch Luftströmungen transportiert zu werden, wenn er nach oben, als wenn er nach andern Richtungen hin geschleudert wird. Urtica urens hat monöcische Blütenverteilung und nicht dorsiventrale Inflorescenz.

Auffallend dorsiventrale Inflorescenzen, bei denen die Ährchen einseitig an dem Gesamtblütenstand inseriert sind, finden sich bei vielen Gräsern (Chloris, Dactylis u. a.). Für diese eine Beziehung zur Aufsenwelt zu finden, schien kaum möglich. Wenn wir nun die Einrichtungen der Grasinflorescenz vergleichend biologisch betrachten, so zeigt sich, dafs die Gestaltung der Inflorescenz so eingerichtet ist, dafs sie durch den Wind leicht bewegt werden kann. Die schlanken Halme, die Ährchen, die beim Zittergrase (Briza) auf langen, dünnen Stielen sitzen, die sparrig abspreizenden Äste bei andern dienen alle demselben Zwecke, den auch die Gestaltung der Filamente verfolgt, dem, den Pollen leicht herausschütteln zu lassen. Einseitig entwickelte Inflorescenzen nun haben meines Wissens nur solche Gräser, bei denen die Ährchen kurz gestielt sind. Rücken sie nach einer Seite hin (z. B. Dactylis), so wird dadurch dem Wind eine gröfsere Fläche geboten, als wenn sie ringsum gleichmäfsig verteilt wären. Aber auch wo wegen der geringen Zahl der Ährchen dieser Gesichtspunkt nicht in Betracht kommen kann, wird durch die einseitige Belastung ein öfteres Hin- und Herschwingen erfolgen, als wenn dies nicht der Fall wäre. Übrigens zeigen die mit radiären Inflorescenzen ausgestatteten Gräser, auf wie vielerlei Weise innerhalb einer Familie ein und dieselbe Aufgabe gelöst werden kann.

2. Insektenblütige Pflanzen. Bei Pflanzen, die an Standorten wachsen, an denen eine einseitige stärkere Beleuchtung herrscht, wie z. B. an Waldrändern, oder bei Inflorescenzen, die an dicht buschigen Pflanzen auftreten, wird der „Schauapparat" der Blüten, wie ich kurz angedeutet habe (a. a. O. p. 399) und durch Urban[1]) weiter ausgeführt wurde, günstiger wirken, wenn er nach einer Seite, und zwar nach der Lichtseite, hingekehrt ist. Am auffallendsten sind die schon der Anlage nach dorsiventralen Blütenstände, für die zunächst ein Beispiel angeführt sei. Fig. 83 zeigt einen Querschnitt durch die Knospe einer blühenden Pflanze von Vicia Cracca. Dieselbe ist zweizeilig beblättert, es sind die mit 1—6 bezeichneten Blätter durch den Schnitt getroffen. Die Inflorescenzen *(If)* stehen in den Blattachseln. Aber sie erscheinen schon alle nach einer Seite (in der Figur nach der Oberseite) hingerückt, weil jede einzelne Inflorescenz nicht vor der Mitte der Blattachsel, sondern nach der Stipula hingerückt erscheint[2]); auf der der Inflorescenz abgekehrten Seite der Blattachsel tritt dann später ein vegetativer Sprofs auf (vgl. Fig. 79, p. 109). In jeder einzelnen Inflorescenz stehen die Blüten auf der der Hauptachse *(S)* abgewendeten Seite, und dies spricht sich schon von Anfang an, also schon vor dem Auftreten der Blüten, darin aus, dafs die Inflorescenzachse auf dieser Seite stark ab-

[1]) Urban, Zur Biologie der einseitswendigen Blütenstände. Ber. der D. bot. Ges. Jahrg. 1885.

[2]) Dies ist aber gleich von Anfang an der Fall, nicht etwa eine nachträgliche Verschiebung.

geflacht ist und dementsprechend auch der Hauptachse dicht anliegt. Diese blütenleere Seite krümmt sich zunächst stark ein, was dem Schutze der jungen Blütenknospen zu gute kommt. Später richten die Inflorescenzen sich negativ geotropisch auf, sie sind orthotrop, trotz ihrer Dorsiventralität; der Vergleich mit anderen Papilionaceen macht es wahrscheinlich, dafs diese dorsiventralen Inflorescenzen aus radiären hervorgingen. Daran läfst sich anschliefsen die Besprechung der dorsiventralen schneckenförmig eingerollten Blütenstände, wie sie sich bei vielen (nicht allen) Boragineen, Hydrophylleen, Hyoscyamus u. a. finden. Phylogenetisch sind derartige Blütenstände wohl von Wickeln abzuleiten[1]). Für uns kommt hier nur in Betracht, dafs sie ausgeprägt dorsiventral sind, sie tragen die Blüten auf der Oberseite, die Deckblätter (wo solche vorhanden sind) stehen auf den Flanken. Die Blütenstandachsen verlaufen meist

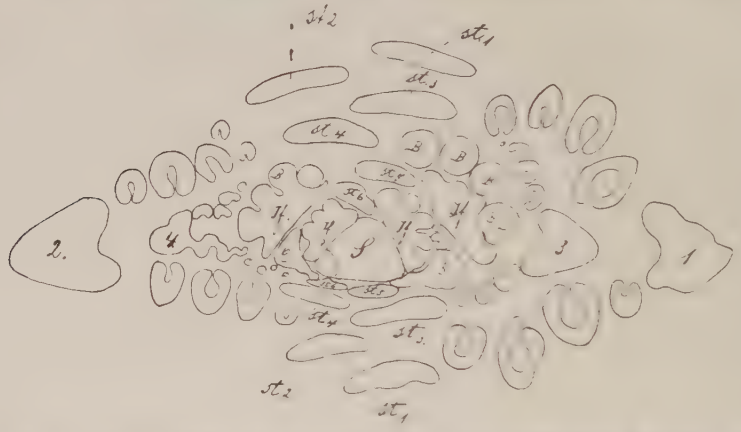


Fig. 83. Vicia Cracca. Querschnitt durch das Ende eines blühenden Sprosses. *S* Sprofsachse. Es sind vier Inflorescenzen getroffen (*B* die Blüten der älteren Inflorescenzen; alle Blüten stehen auf der der Hauptachse abgewendeten Seite) und sechs Blätter, von denen *3*, *4*, *5*, *6* Inflorescenzen in ihren Achseln haben; die sämtlichen Inflorescenzen stehen aber nicht vor der Mitte der Deckblätter, sondern der nach oben gekehrten Seite der Hauptachse zu. Die Fiederblättchen der älteren Blätter sind an ihrer Einkrümmung kenntlich; st_1—st_6 Stipulae (Nebenblätter); die, welche auf der Oberseite stehen, sind gröfser, als die auf der Unterseite.

schräg aufsteigend und entfalten sich in der Weise, dafs die sich öffnenden Blüten auf dem höchsten Punkte der Inflorescenzachse stehen; sie sind so nicht nur am besten sichtbar, sondern auch am besten beleuchtet, und dafs das Licht nicht nur indirekt für die Bestäubung, sondern auch direkt in Betracht kommt, ist höchst wahrscheinlich. Die Gärtner z. B. sind allgemein der Meinung, dafs eine künstliche Bestäubung bei Sonnenschein bessere Aussicht habe als bei trübem Wetter[2]).

Betreffs anderer von Anfang an dorsiventraler Inflorescenzen verweise ich auf meine genannte Abhandlung, und gehe hier über zu denjenigen Inflorescenzen, die nur einseitswendig sind, also ihre Blüten

[1]) Betreffs ihrer Entwicklung vgl.: Über die Verzweigung etc. und die dort angeführte Litteratur. Wo, wie bei Borago officinalis, die einzelnen Blüten länger gestielt und mit grofser Blumenkrone versehen sind, ist die Inflorescenz so gut wie nicht dorsiventral, sondern stimmt mit echten Wickeln, wie sie z. B. bei Scrophularia sich finden, überein.

[2]) Dies kann bedingt sein durch Narbensekretion etc.; auch die Transpirationsverhältnisse sind bei Besonnung andere, die Frage verdient eine eingehende Untersuchung.

durch Torsionen der Blütenstiele oder der Inflorescenzachse nach einer Seite hin wenden, während sie radiär angelegt waren. Solche finden sich auch unter den Papilionaceen, z. B. Hedysarum sibiricum u. a., aber auch in andern Familien, namentlich bei Labiaten (Horminum pyrenaïcum, Scutellaria peregrina u. a.), Rhinanthaceen (namentlich Melampyrum), Scrophularineen (Digitalis purpurea), Pyrolaceen, auch bei manchen Monokotylen, wie Gladiolus, Freesia u. a. Besonders auffallend wird diese Einseitigkeit der Blütenstände dann, wenn die Blätter, ursprünglich in gekreuzten Paaren stehend, durch Drehung der Inflorescenzachse in zwei Reihen zu liegen kommen (die bei manchen nach der blütenleeren Seite der Inflorescenz hin konvergieren), während die Blüten nach einer Seite hin sich biegen (Melampyrum pratense und silvaticum, Scutellaria peregr.), die Blüten können so von den Deckblättern zur Blütezeit nicht mehr irgendwie verhüllt werden.

Dafs die Einseitswendigkeit der genannten Inflorescenzen in vielen Fällen durch äufsere Faktoren bestimmt wird, scheint mir nicht zweifelhaft, und zwar wird man zunächst mit Vaucher annehmen [1]), dafs dabei vorzugsweise das Licht in Betracht kommt; er sagt z. B. (a. a. O. III 543) von Melampyrum: „Cette direction des fleurs, du côté de la lumière, est si frappante, que dans le sylvaticum, qui ne croît guère qu'au milieu des bois, on peut juger par ce moyen quel est le côté le plus éclairé de la forêt; j'ai souvent remarqué dans la même plante les fleurs différemment tournées, selon la hauteur à laquelle elles étaient placés“ . . . . Dafs indes keineswegs überall Lichtwirkung vorliegt, geht aus Nolls Untersuchungen hervor (a. a. O. p. 235). An Waldrändern sieht man die Digitalis-Inflorescenzen alle ihre blütenbesetzte Seite nach dem Lichte hinwenden. Aber auch allseitig beleuchtete Inflorescenzen sind scharf einseitswendig. Die Inflorescenzachsen zeigen von einem gewissen Altersstadium ab eine Nutationskrümmung, hängen also über, die Blütenstiele sind positiv geotropisch, die Blüten müssen deshalb alle nach einer Seite hingekehrt sein, und zwar sind sie an seitlichen Inflorescenzen notwendig der Hauptachse abgekehrt. Bei einseitiger Beleuchtung aber krümmt sich die Inflorescenzachse positiv heliotropisch. Ähnlich dürfte es bei Convallaria Polygonatum u. a. sein. Auch die auffallend einseitigen Inflorescenzen verschiedener Scutellaria-Arten gehören hierher [2]). Die Blüten sind hier — auch an stark einseitig beleuchteten Büschen — alle nach aufsen gewendet. Es findet eine Drehung der Internodien der Inflorescenz abwechselnd in entgegengesetztem Sinne statt, wodurch die Deckblätter der Blüten, die ursprünglich in gekreuzten Paaren standen, fast in zwei Reihen zu liegen kommen. Die Inflorescenzachsen hängen auch hier über (durch „spontane Nutation“), und die Richtung des Überhängens bestimmt die Richtung der Einseitswendigkeit (wie bei Digitalis), die Blütenstiele aber sind positiv geotropisch. Da die aus den Blattachseln der Hauptachsen entspringenden Seitensprosse plagiotrop sind und sich von der Hauptachse weg neigen, so müssen die Blüten alle nach aufsen gekehrt sein. Das Gesamtresultat würde hier also von folgenden Faktoren abhängen: 1. Bei den Hauptachsen Annahme einer geneigten Stellung (ich würde sie einfach als plagiotrop

---

[1]) Histoire physiol. des plantes d'Europe Vol. III. Vgl. auch Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich. p. 62—74.

[2]) Vgl. darüber Noll a. a. O. und Kolderup Rosenvinge, Revue générale de botan. vol. I. (Organisation dorsiventrale etc. p. 21 des S.-A.)

bezeichnen). 2. Die schiefe Richtung der Seitenachsen wird beeinflufst von der Hauptachse, sie krümmen sich alle von der Hauptachse weg. 3. Internodiendrehung der Inflorescenzachsen (wie bei andern plagiotropen Sprossen). 4. Positiver Geotropismus der Blütenstiele.

Auch bei den dorsiventralen Inflorescenzen sehen wir also, um es kurz zu sagen, dafs die Natur das Gute nimmt, wo sie es findet, wie es zustande kommt, ist ihr offenbar gleichgültig. Es ist unter bestimmten Umständen vorteilhaft, dafs die Blüten alle nach einer Seite hin gerichtet sind, und das kann teils durch Krümmungen (heliotropische, geotropische, plagiotrope Stellung der Inflorescenzachse), teils durch Anlegung auf einer Seite erfolgen; dafs übrigens auch allein durch einseitige Beleuchtung eine Internodiendrehung ausgelöst werden kann, welche die dekussiert stehenden Blätter in zwei Reihen bringt, habe ich für Urtica dioïca gezeigt (Bot. Zeit. 1880 p. 843).

Dafs die dorsiventralen Inflorescenzen aus radiären hervorgegangen sind, ist in dem Vorstehenden als wahrscheinlich angenommen; sehen wir doch, dafs bei den einseitswendigen Blütenständen dieser Vorgang thatsächlich im Verlauf der Entwicklung eintritt. Die Ursache, welche die Entstehung der von vornherein dorsiventral angelegten Inflorescenzen bedingt hat (oder die Ursachen, da der Weg ein verschiedener gewesen sein kann), kennen wir nicht. Man[1]) hat namentlich bei den Papilionaceen die Nichtausbildung der Blüten auf einer Seite dadurch erklären wollen, dafs man annahm, sie werde hier durch den Druck der Hauptachse verhindert, welcher die Inflorescenzen, wie Figur 83 zeigt, mit der blütenleeren Seite thatsächlich dicht anliegen, und dasselbe ist der Fall bei den Inflorescenzen von Trifolium rubens und Medicago sativa, die nur an der Basis eine blütenleere Stelle haben. Indes dürfte das Kausalverhältnis gerade das umgekehrte sein: dies Anliegen findet statt, weil hier keine Blüten entstehen und so der Raum besser ausgenützt wird. Nirgends läfst sich erweisen, dafs so grob mechanische Beziehungen, wie Druckverhältnisse, einen so weitgehenden Einflufs auf die Gestaltung ausüben. Auch giebt es bei den Papilionaceen Formen (Trifoliumarten, vgl. meine angeführte Abhandlung), bei welchen die Blütenanlegung einseitig beginnt, um dann allmählich die ganze Inflorescenzachse in Anspruch zu nehmen, ohne dafs dafür Druckverhältnisse in Anspruch genommen werden könnten. Vielmehr prägt sich auch hier schon von vornherein die Eigentümlichkeit der Inflorescenz in der Gestalt ihres Vegetationspunktes aus. Die Verkümmerung der Blüten auf einer Seite dürfte vielmehr damit in Zusammenhang stehen, dafs sie, hier in ihrer Funktion geschwächt, der Verkümmerung anheimfielen. Doch sind, wie gesagt, die Wege, die dazu geführt haben, erst noch aufzufinden.

[1]) Zuerst wohl Godron (Observations sur les bourgeons et sur l'inflorescence des Papilionacées, Nancy 1865.

Dritter Abschnitt.

Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen, Jugendformen.

Vorbemerkung. Eine Darstellung des in diesem Abschnitt behandelten Gegenstandes habe ich früher gegeben in Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, p. 251 ff: ferner: Über die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889 p. 1—45; Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung (Sitzungsbericht der kgl. bayer. Akademie der Wissenschaften math.-naturw. Klasse. 1896). Die Litteratur ist, soweit sie Phanerogamen betrifft, vollständig aufgeführt in der Abhandlung von C. Schäffer: Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen (XIII. Band der Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Herausgegeben vom naturwissenschaftlichen Verein Hamburg 1895.)

Einleitung.

Alle Lebewesen befinden sich — von dem Zustande des „latenten Lebens" abgesehen — bekanntlich fortdauernd in dem Zustand der Veränderung. Hier beschäftigt uns nur die mit dieser verbundene äufsere Gestaltveränderung. Im allgemeinen ist dieselbe natürlich um so mannigfaltiger, je höher organisiert eine Pflanze ist. Bei niederen Pflanzen, bei denen eine Trennung von generativem und vegetativem Plasma noch nicht eingetreten ist (Bakterien, Conjugaten etc.), ist auch der Formwechsel bei der Entwicklung ein sehr einfacher. Bei höher differenzierten Pflanzen aber tritt mit der Bildung der geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane ein Höhepunkt der Entwicklung ein, der dem „Erwachsensein" der Tiere einigermafsen entspricht, auch darin, dafs die vegetativen Teile früher oder später absterben, obwohl bei einem Baume, der durch die Samenbildung nicht erschöpft wird, die zahlreichen Vegetationspunkte eine theoretisch unbegrenzte Existenz gestatten würden. Mit Recht hat man wohl in diesem Falle die immer ungünstiger werdenden äufseren Bedingungen dafür verantwortlich gemacht, dafs ein allmählicher Stillstand der Vegetation — der sich in Verkürzung der Sprofsachsen

u. s. w. ausspricht — und schliefslich der Tod eintritt. Die Verhältnisse werden hier verwickelt durch die Verkettung zahlreicher Sprofsgenerationen. In andern Fällen sind es aber sicher innere Ursachen, welche die Entwicklung zu einer begrenzten machen, namentlich kommen wahrscheinlich Korrelationsverhältnisse zwischen generativen und vegetativen Zellen in Betracht.

Dahin gehört das Prothallium der Makrosporen der Selaginellen, die von aufsen offenbar nur Wasser aufnehmen. Seine Entwicklung ist schon deshalb eine begrenzte, weil es kein Chlorophyll zu erzeugen vermag. Die in demselben enthaltenen Stoffe reichen aus zur Erzeugung einer Anzahl von Archegonien, die vom Lichte scheinbar unabhängig entstehen, da die zu ihrer Bildung nötigen Stoffe schon von der sporangientragenden Pflanze hervorgebracht wurden. Aber auch das Wachstum der Salviniaprothallien ist ein begrenztes. Sie besitzen Chlorophyll und wuchern, wenn die erstgebildeten Archegonien nicht befruchtet wurden, weiter. Die durch Assimilation gebildeten Stoffe werden wahrscheinlich immer wieder zur Archegonienbildung verwendet: es kann infolgedessen zu einem kräftigen vegetativen Wachstum nicht kommen. Die Prothallien gehen schliefslich zu Grunde. Auch die Prothallien der Marsiliaceen zeigen, wenn das Archegonium unbefruchtet bleibt, zwar noch eine vegetative Wucherung, die aber zeitlich eng begrenzt ist. Der Energievorrat, der dem Prothallium mitgegeben ist, ist mit der Bildung des Archegoniums offenbar der Hauptsache nach erschöpft, und neue Energie kann nicht mehr zugeführt werden. Auch bei höheren Pflanzen reichen unter Umständen die in dem Samen enthaltenen Stoffe aus, um Blüten und Früchte hervorzubringen. Wenigstens kann man von in absolut sterilem Boden erzogenen Keimpflanzen bei Lichtzutritt einige wenige Samen ernten, offenbar aber nur bei Pflanzen, die mit Reservestoffen reichlich ausgestattet sind. Analoges finden wir bei niedern Pflanzen. Unter ungünstigen äufseren Umständen wird die Entwicklung auf die Vorgänge beschränkt, die aus der Keimzelle wieder eine Keimzelle entstehen lassen. So bilden die abgeschleuderten Sporen von Empusa Muscae, wenn sie nicht auf eine Fliege treffen, einen kurzen Keimschlauch, der seinen Plasmainhalt fast vollständig zur Bildung einer neuen Spore verwendet. Die Sporen von Cladosporium lassen statt eines Mycels einen Sporenträger oder direkt neue Sporen aussprossen, wenn man sie bei möglichst vollkommenem Ausschlufs von Nährstoffen, ungehindertem Luftzutritt und genügender Feuchtigkeit kultiviert (Schostakowitsch, Flora 81. Bd. p. 370). Die Sporen von Mucor racemosus bilden, in destilliertem Wasser keimend, ein schwächliches Mycel, an dem noch ein kleiner Sporangienträger entstehen kann, und bei Versuchen in verdünnter Luft beobachtete Klebs[1], dafs eine einzelne Spore direkt im Sporangium zu einem kleinen, aber normalen Sporangienträger ausgewachsen war. An den Brutknospen von Lejeunia Metzgeriopsis können aus denselben Zellen, die sonst zu einem umfangreichen Thallus auswachsen, neue Brutknospen entstehen[2]; offenbar rettet auch hier die Pflanze unter Umständen, welche der Entwicklung ungünstig sind, das „Keimplasma" auf möglichst kurzem Wege. Gewöhnlich aber ist zwischen der Keimung und der Keimbildung eine längere Reihe von Entwicklungsvorgängen ein-

[1]) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. p. 496.
[2]) Goebel, Morphologische und biologische Studien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg VII Pl. VII p. 71.

geschaltet, deren Nutzen für die Art darin besteht, dafs die bedeutende Zunahme des Pflanzenkörpers die Bildung zahlreicher Keimzellen ermöglicht.

Das Auftreten derselben bezeichnet stets einen Höhepunkt der Entwicklung, in vielen Fällen deren Abschlufs. Dieser Höhepunkt der Entwicklung wird nur allmählich erreicht. Die ersten Stadien kann man als Jugendstadien bezeichnen. Es ist selbstverständlich unmöglich, sie scharf abzugrenzen. (Wir sehen dabei zunächst ab von den Anordnungsverhältnissen der Zellen und von der Gestaltung, die z. B. der Embryo höherer Pflanzen innerhalb des Samens erhält, und beschäftigen uns nur mit den Eigenschaften, die bei der Keimung auftreten). Die Abweichung dieser Jugendstadien von der „Folgeform" kann mehr oder minder gross sein. Diese beiden Stufen bezeichnen ihrerseits natürlich wieder Reihen von Entwicklungsvorgängen, die meist ohne scharfe Grenzen ineinander übergehen. Die Verschiedenheit beider spricht sich nicht nur in der Gestaltung, sondern vielfach auch in anderen Eigentümlichkeiten aus, namentlich ist das Reproduktionsvermögen der Jugendform vielfach ein anderes, als das der späteren. So haben die ersten Blätter der Keimpflanzen von Lycopodium inundatum die Fähigkeit, Adventivsprosse zu erzeugen, die späteren nicht[1]). Analog verhalten sich diejenigen von Utricularia montana, und bei manchen Coniferen bewurzeln sich Stecklinge der Jugendform leicht, solche der Folgeform schwer oder gar nicht (vgl. p. 43). Wir sehen ferner die Richtungsverhältnisse der Jugendform oft abweichend: bei manchen Pflanzen, die später plagiotrope Sprosse bilden, ist der Keimling orthotrop (Tilia, Fagus, Carpinus, vgl. p. 57), bei andern ist das Verhältnis umgekehrt, so bei den unten zu besprechenden Wurzelkletterern aus der Familie der Aroideen, Marcgraviaceen u. a. Dies ist nur eines der zahlreichen Beispiele dafür, dafs die Jugendform andern äufseren Verhältnissen angepafst ist, als die Folgeform, eine Thatsache, die ja bei den „Larvenformen" vieler Tiere noch viel auffallender hervortritt. Die Verschiedenheit beider Entwicklungsabschnitte tritt nun in sehr verschiedenem Grade hervor; wir haben Fälle, wo sie sehr gering ist, beide also ganz allmählich ineinander übergehen. Diese habe ich früher als homoblastische Entwicklung bezeichnet, und solche, bei denen sie grofs ist, die heteroblastische Ausbildung. Zwischen beiden Fällen giebt es natürlich keine scharfe Grenze.

Fig. 84. Keimpflanze von Casuarina torulosa. 2mal vergr.

Bei höheren Pflanzen können z. B. die Casuarinen als Beispiel für homoblastische Entwicklung dienen (Fig. 84). Die equisetumähnlichen, chlorophyllhaltigen Sprofsachsen dieser Pflanzen haben rudimentäre, wirtelständige, zu Scheiden verwachsene Blätter. Schon die Keimpflanze verhält sich, abgesehen von den Kotyledonen, ebenso. Nur die Zahl der Blätter, welche einen Blattwirtel zusammensetzen, steigt; auf die Kotyledonen folgt ein zweizähliger mit ihnen gekreuzter Blattwirtel, diesem ein zweiter gleichzähliger, der dritte ist vierzählig und mit dem zweiten diagonal gekreuzt[2]).

[1]) Vgl. auch das für Preissia commutata unten Angeführte.

[2]) Vgl. Morini, Contributo all' anatomia del caule e della foglia delle Casuarinee. Mem. della R. Acc. delle science dell' istituto di Bologna Ser. V T. IV p. 692.

Und ganz ähnlich ist es bei den Schachtelhalmen selbst. Die Achse der Keimpflanze ist zwar viel schmächtiger und einfacher anatomisch gebaut als die Achse der späteren Sprosse, die Zahl der Blätter in einem Blattwirtel ist eine geringere, und die unterirdische Sprossen fehlen noch, es bilden sich aufeinanderfolgend immer kräftiger gebaute Sprofsgenerationen aus, bis die definitive Ausbildung erreicht ist; aber die Grundzüge der Gestaltung sind doch bei allen Sprossen dieselben. Dagegen sehen wir eine heteroblastische Entwicklung bei den australischen, Phyllodien besitzenden Akazien und in andern Fällen, namentlich bei Muscineen und manchen Algen. Solche Beispiele haben namentlich dann die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, wenn die Gestaltung der Keimpflanzen übereinstimmt mit derjenigen der Folgeform verwandter Pflanzen, wie dies bei den genannten Akazien der Fall ist. Viele Acacia-Arten haben dauernd die Blattform, die bei den phyllodienbildenden nur bei der Keimung auftritt, die Gestaltung der Keimpflanzen führt uns direkt die Umbildung, welche vor sich gegangen ist, vor Augen. Dafs sich hier bei den Keimpflanzen die ursprünglichere, phylogenetisch ältere Form der Vegetationsorgane erhalten hat, steht, wie unten noch auszuführen sein wird, auch hier damit im Zusammenhang, dafs sie unter andern Bedingungen leben als die Folgeform. Aber in andern Fällen beruht die Gestaltung der Keimpflanzen sicher nicht auf Erhaltung eines ursprünglichen Formverhältnisses, sondern auf einer später aufgetretenen Anpassung[1]). Die Keimpflanzen zeigen denn also nicht ein primitives, sondern ein abgeleitetes Verhalten. Die Anpassung an andere Verhältnisse giebt uns an und für sich noch keinen Aufschlufs darüber, sondern nur der Vergleich mit verwandten Formen. In manchen Fällen ist denn auch mit Sicherheit eine Entscheidung darüber nicht möglich, zumal innerhalb eines und desselben Verwandtschaftskreises, ja innerhalb einer und derselben Gattung die Gestaltung der Jugendform keineswegs immer eine übereinstimmende ist.

Aufser dem abweichenden Verhalten der Jugendform zu den äufseren Bedingungen des Pflanzenlebens kommt nun vielfach noch ein weiterer Faktor in Betracht, der sich namentlich in der Gestaltung der Blätter der Jugendform ausspricht. Diese verdanken, wie ich früher nachwies, vielfach ihre von der der „Folgeblätter" abweichende Gestaltung der Thatsache, dafs sie Hemmungsbildungen darstellen, d. h. die Blattentwicklung stimmt mit der der Folgeblätter überein, aber die Blattanlage bleibt auf einem gewissen Stadium der Entwicklung stehen und erreicht dadurch eine scheinbar oft weit abweichende Gestaltung. Dieser Gesichtspunkt findet seine Anwendung übrigens auch auf die Gestaltung derjenigen Jugendformen, welche oben als phylogenetisch primitiv gegenüber der Folgeform bezeichnet wurden, da diese letztere ja ihren abweichenden Charakter dadurch erhält, dafs sie zu einer weiteren Umbildung fortschreitet.

Nicht selten treten bei manchen Pflanzen Rückschläge der Folgeform zur Jugendform ein. Diese werden besonders zu besprechen sein.

Im folgenden handelt es sich nicht um eine eingehende Darstellung der Entwicklung der verschiedenen Pflanzenformen, vielmehr sollen, dem Charakter einer allgemeinen Organographie entsprechend, aus verschie-

[1]) Hierher gehören auch die verschiedenartigen Einrichtungen zur Ernährung des Embryo und zur Erleichterung der Keimung — Dinge welche, soweit sie morphologisches Interesse bieten, im speciellen Teile Erwähnung finden werden.

denen Gruppen Beispiele für die charakteristische Gestaltung der Jugendformen hervorgehoben werden. Es wird dies absichtlich nach einer nicht konsequenten Gruppierung geschehen, eben um die verschiedenen Seiten des Problems hervorzuheben; ganz unberücksichtigt bleibt dabei bei den Samenpflanzen die Gestaltung der Kotyledonen, welche in dem speciellen Teile zu besprechen sein wird. Hier sei nur hinzugefügt, dafs diese von den Laubblättern oft so abweichend gestalteten Gebilde auch nichts anderes sind als Hemmungsbildungen derselben; die Hemmung ist eine teils dauernde, teils vorübergehende. Als Beispiel für letzteres Verhalten sei auf das Verhalten der Kotyledonen von Ampelopsis hingewiesen, welche, ursprünglich klein und einfach, nach der Keimung zu verhältnismäfsig grofsen Laubblättern auswachsen. Noch auffallender verhalten sich manche Oenothereen[1]), bei denen durch interkalares Wachstum an der Basis der Kotyledonen nach der Keimung ein Stück eingeschoben wird, das viel gröfser ist als der ursprüngliche Kotyledon.

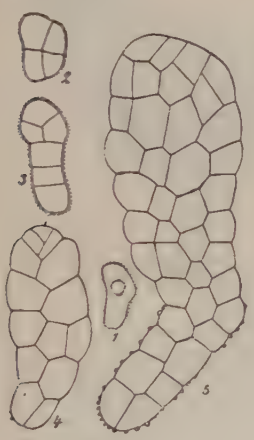


Fig. 85.

Fig. 86.

Fig. 85 zeigt die Keimung der Sporen des Lebermooses Lejeunia. Es bildet sich als „Vorkeim" eine mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsende Zellfläche, die aber nur unbeträchtliche Gröfse erreicht und dann aus ihrer Scheitelzelle die beblätterte Pflanze entwickelt. Fig. 86 (viel schwächer vergröfsert als Fig. 85). Lejeunia Metzgeriopsis. Der „Vorkeim" ist der eigentliche Vegetationskörper; an demselben, als kleine Anhängsel, die beblätterten Sprosse, die nur als Träger der Geschlechtsorgane funktionieren.

Bei diesen Pflanzen hat also eine Hemmung in der Entwicklung der Kotyledonen nur für die Dauer der Samenruhe und die ersten Keimungsstadien stattgefunden, der Unterschied dem Verhalten der meisten andern Kotyledonen gegenüber ist aber meines Erachtens nur ein quantitativer, nicht ein qualitativer.

Kaum minder verschieden als die äufsere Gestaltung ist auch die Dauer der Jugendformen. Vielfach ist dieselbe von äufseren Faktoren abhängig, namentlich bei niederen Pflanzen. Bei einigen derselben stellt

[1]) Vgl. Lubbock, On seedlings Vol. II p. 553 ff.

aber die Jugendform den eigentlichen Vegetationskörper dar, die Folgeform bringt der Hauptsache nach nur die Geschlechtsorgane hervor und erscheint als ein kurzlebiges Anhängsel der Jugendform. Dabei kann diese letztere auch dadurch an selbständigem Charakter gewinnen, dafs sie besondere Vermehrungsorgane ausbildet, aus denen dann natürlich immer nur wieder die Jugendform sich ausbildet; bei einigen Coniferen werden wir übrigens sehen, dafs bei ihnen die „Jugendform" auch zur Bildung von Geschlechtsorganen schreiten kann: wir haben dann Pflanzen vor uns, bei denen ein Abschnitt der Entwicklung, der sonst als „Folgeform" auftritt und für den Artcharakter von grofser Bedeutung ist, ganz ausgeschaltet erscheint. Als Beispiele für solche Pflanzen, bei denen die Jugendform eine sehr lange Dauer hat (während sie bei verwandten Pflanzen nur ein rasch vorübergehendes Entwicklungsstadium darstellt), seien hier nur zwei Moose angeführt, bei denen dies Verhalten besonders

Fig. 87. Ephemerum serratum. Protonema mit sieben (weiblichen und männlichen) Pflanzen. Eine der weiblichen Pflanzen (die gröfste links, welche die neben ihr stehende männliche Pflanze verdeckt) hat ein nahezu reifes Sporogon hervorgebracht. In der Mitte stehen ausnahmsweise drei beblätterte Pflänzchen zusammen, gewöhnlich sind es nur zwei.

Fig. 88. Ephemerum serratum. Stück eines Protonemafadens mit zwei jungen Pflanzen (stärker vergr. als Fig. 87). In der Pflanze links schimmern drei Antheridien, in der rechts ein Archegonium durch; das erste Blatt dieser Pflanze (nach vorn gekehrt) ist eine einfache Zellreihe.

einfach hervortritt. Lejeunia Metzgeriopsis (Fig. 86) besitzt einen reich verzweigten Thallus von bandförmiger Gestalt, der sich durch scheibenförmige Brutknospen sehr reichlich vermehrt. Trotzdem ist dies Lebermoos aber ein beblättertes, der Thallus ist nur eine Weiterentwicklung der bei der Keimung anderer Lejeuniaarten auftretenden Jugendform. Die beblätterten Sprosse, die bei diesen die eigentlichen Vegetationsorgane darstellen, sind bei L. Metzgeriopsis nur noch als Träger der Geschlechtsorgane ausgebildet, die Jugendform stellt den eigentlichen Vegetationskörper dar und besitzt selbständige Vermehrungsorgane, Brutknospen, die für die Verbreitung der Pflanze wahrscheinlich wichtiger sind als die Sporen. Ganz ähnlich verhält sich unter den Laubmoosen Ephemerum (vgl. Fig. 87 u. 88), wo das fadenförmige, sonst nur als Jugendform auftretende Protonema an Dauer die nur als Träger der Geschlechtsorgane auftretenden beblätterten Sprosse weit übertrifft. In den genannten Fällen ist die lange Dauer der Jugendform eine erbliche

Eigenschaft. Inwieweit hier ein ursprüngliches oder ein durch Anpassung entstandenes Verhalten vorliegt, wird bei den Bryophyten näher zu erörtern sein, weshalb die Bryophyten hier nur kurz erwähnt werden. Dafs aufserdem in einer Anzahl von untersuchten Fällen äufsere Umstände

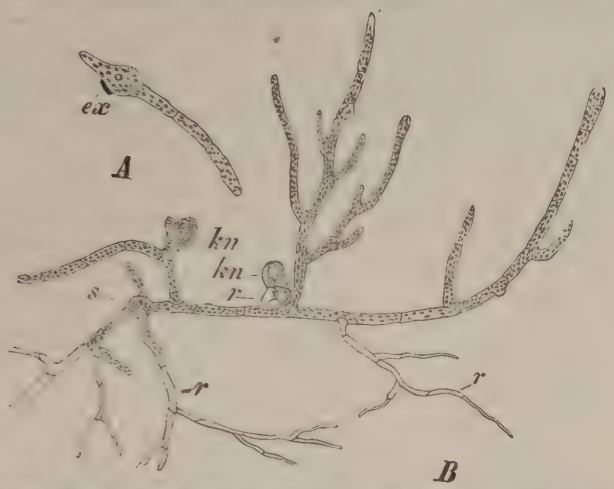


Fig. 89. Keimung der Sporen von Funaria hygrometrica. Bei *A* Beginn der Keimung; *B* ein Protonema mit zwei jungen Moosknospen (*kn*), eine derselben hat eine Wurzel *r* getrieben. Nach Müller-Thurgau. (Lehrb.)

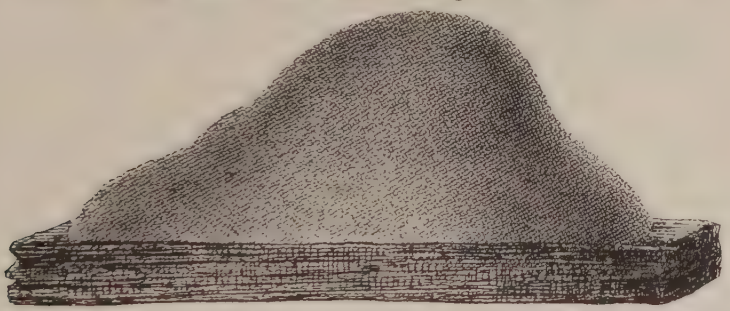


Fig. 90. Protonemapolster (natürl. Gröfse) eines Mooses (vielleicht Bryum pseudotriquetum), einem Stück Holz aufsitzend. Diese ungewöhnlich massige Entwicklung hat unter Umständen stattgefunden, welche das Wachstum des Protonemas begünstigten, die Bildung von Moosknospen aber verhinderten.

das Auftreten der Folgeform verhindern und dadurch die Dauer der Jugendform über das gewöhnliche Mafs hinaus verlängern können, wird später zu zeigen sein. Das eigenartige Verhalten mancher Coniferen aber wird im folgenden Erwähnung finden.

Einzelfälle.

I. Thallophyten.

Während die Sporen von Oedogonium, Vaucheria, Fucus u. a. ohne wesentliche Gestaltsveränderungen zur geschlechtsreifen Pflanze heranwachsen, ist dies bei anderen Algen nicht der Fall, sie bilden vielmehr einen mehr oder

minder eigenartigen Vorkeim. Als Beispiele seien zunächst einige Florideen genannt, bei denen namentlich das Verhalten zweier Süfswasserformen, Lemanea und Batrachospermum, näher untersucht ist.

Lemanea besitzt einen aus cylindrischen Zellkörpern (die aber als aus verschmolzenen Zellfäden zu stande gekommen zu betrachten sind) bestehenden Thallus, welcher die Geschlechtsorgane erzeugt. Die Sporen, die in ihm entstehen, wachsen aber zu einem viel einfacheren „Vorkeim“ [1]) aus, der aus Zellfäden besteht, an denen dann die komplizierter gebauten Sexualsprosse auftreten. Hier wie in anderen Fällen (Protonema der Moose, Flächenvorkeim von Sphagnum) ist es charakteristisch, dafs die Folgeform Wurzelfäden besitzt, die in ihrer Gestaltung mit der des Vorkeims übereinstimmen, und aus denen auch neue Pflanzen entspringen können. Sie kriechen auf der Unterlage und heften dadurch den Thallus an. Solche Vorkeime können, wie Brand neuerdings gezeigt hat [2]), auch aus vegetativen Zellen der Sexualsprosse, die beim Austrocknen lebendig bleiben, hervorgehen. Lemanea verhält sich auch in dieser Beziehung ganz ebenso wie die Laubmoose.

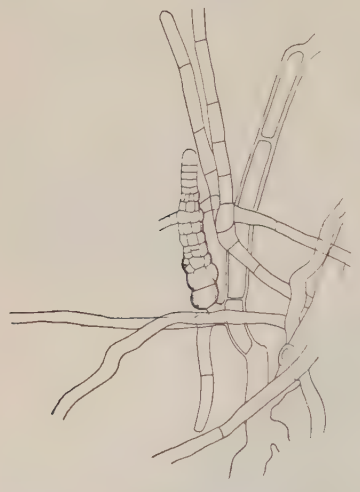


Fig. 91. Lemanea (wahrscheinlich torulosa). Fadenförmiger „Vorkeim“, an welchem, ganz wie bei den meisten Laubmoosen, die Pflanze, an der später die Geschlechtsorgane entstehen, als Zellkörper auftritt.

Die „Vorkeime“ von Lemanea sind teilweise als Formen der Algengattung Chantransia beschrieben worden, und dasselbe geschah mit denen von Batrachospermum [3]). Das Verhalten derselben läfst sich folgendermafsen kurz zusammenfassen:

1. Aus den keimenden Sporen entsteht ein aus Zellfäden bestehender „Vorkeim“, der sich zunächst der Unterlage anschmiegt und dadurch die Befestigung auf derselben vorbereitet.
2. Bei normalen Bedingungen, vor allem reichlichem Lichtzutritt, erreicht dieser Vorkeim meist nur geringe Gröfse; an ihm entstehen die eigentlichen Batrachospermumpflanzen.
3. Häufig aber, namentlich bei schwacher Beleuchtung, entwickelt sich der Vorkeim üppiger, es entstehen Räschen, von aufrechten Zellreihen an ihm; diese sind als Chantransiaarten beschrieben worden, auch an diesen können sich Batrachospermumpflanzen entwickeln; entsteht aber die Anlage zu weit vom Substrat entfernt, so verkümmert sie.
4. Die Vorkeime können sich selbständig durch Brutzellen (Gonidien) fortpflanzen.
5. Aus den Berindungsfäden der Batrachospermum-Pflanzen können sich sekundäre Vorkeime entwickeln.

---

[1]) Zuerst nachgewiesen von Thwaites, On the early stages of development of Lemanea fluviatilis. Proc. of the Linnean Society of London Vol. I p. 360. 1849. Vgl. ferner Wartmann, cit. bei Goebel, Flora 1889.

[2]) Fortpflanzung und Regeneration von Lemanea fluviatilis. Bericht d. D. bot. Ges. XIV. Bd. p. 185.

[3]) Vgl. Sirodot, Les Batrachospermes, Paris 1884, und die Kritik seiner Anschauungen in Flora 1889 p. 5.

Wir sehen also, dafs die Vorkeime hier einer selbständigen Fortpflanzung fähig sind und dafs sie unter Bedingungen zu wachsen vermögen, die nicht hinreichen, um die höhere Entwicklungsform der Pflanze hervorzurufen, Thatsachen, die ganz den von den Laubmoosen bekannten entsprechen.

Von marinen Florideen möchte ich hier nur zwei Fälle anführen.

Dumontia filiformis[1]) bildet bei der Keimung zunächst eine Haftscheibe, die dem Substrat dicht angeschmiegt ist. Sie besteht aus dicht gedrängten vertikalen Zellreihen und gleicht der Florideengattung Hildenbrandtia. An dieser entspringt ein verzweigter, aufrechter Thallus, der aber nach der Fruktifikation abstirbt, während die Haftscheibe perenniert und neue Dumontiasprosse erzeugen kann, im Grunde ein ähnliches Verhältnis wie bei Batrachospermum und Lemanea.

Sehr eigentümlich ist das Verhalten von Polysiphonia[2]) Binderi (Abbildung S. I p. 64 Fig. 69, 70, 71). Die Entwicklung der Pflanze beginnt mit der Bildung eines cylindrischen Keimsprosses, der in Bau und Gestaltung vollständig dem Typus der Gattung entspricht. An diesem nun entstehen seitlich ein oder mehrere flache Gebilde, welche sich krustenförmig der Oberfläche anderer Algen, namentlich von Codiumarten, anlegen. Diese Krusten kann man betrachten als bestehend aus einer Anzahl miteinander vereinigter, in einer Ebene liegender Polysiphoniafäden. Wenn es zur Bildung der Fortpflanzungsorgane geht, so treten nun wieder freie Polysiphoniafäden auf, welche Tetrasporen bilden. Dieser Fall ist besonders lehrreich. Dafs die Krustenform des Thallus hier eine sekundäre Anpassung darstellt, welche das feste Anhaften am Substrate gestattet, ist klar. Sie greift hier aber noch nicht auf die ersten Keimungsstadien zurück; an sich wäre es ganz wohl möglich, dafs die Kruste schon bei der Sporenkeimung auftreten würde, dann hätten wir einen Fall, etwa ähnlich, wie er bei Dumontia geschildert wurde, bei der aber der Bau der Scheibe auf ein primitiveres Verhalten hinweist.

Ähnliches wie für die genannten Florideen gilt nun auch für andere Algen, deren Verhalten aber nur kurz erwähnt werden kann. Die Vorkeime der Characeen werden in den gröfseren Lehrbüchern ausführlicher beschrieben[3]). Bei den Sphacelariaceen[4]) entsteht bei der Keimung gewöhnlich eine Haftscheibe, an der dann erst die cylindrischen, assimilierenden und fruktifizierenden Sprosse sich bilden. Die Haftscheibe ist offenbar hervorgegangen aus kriechenden Zellfäden, die jetzt aber so miteinander verschmolzen sind, wie bei Polysiphonia Binderi und dabei auch weitere, nicht näher zu erörternde Differenzierungen erfahren haben. Von Interesse ist nun namentlich, dafs es eine Gattung giebt (Battersia mirabilis), bei der die Haftscheibe, die ich als eine sekundär entstandene Anpassung betrachten möchte[5]), den eigentlichen Vegetationskörper darstellt, an welchem die fruktifizierenden Sprosse

---

[1]) Reinke, Algenflora der westlichen Ostsee. Kiel 1889. Brebner, On the origin of the filamentous Thallus of Dumontia filiformis. Linnean Society's Journal Vol. XXX. Den von Brebner als öfters vorkommend beschriebenen endogenen Ursprung des Thallus an der Haftscheibe möchte ich auf frühzeitige Überwallung zurückführen.

[2]) Man hat diese Form meist auf Grund von vegetativen, adaptativen Merkmalen als besondere Gattung Placophora aufgestellt, was gegen alle systematischen Principien ist. Vgl. Flora 1889 p. 3 und die dort angeführte Litteratur.

[3]) Vgl. z. B. Goebel, Grundzüge der Systematik.

[4]) Vgl. Reinke, Übersicht der bisher bekannten Sphacelariaceen. Ber. der D. bot. Gesellsch. VIII p. 201 und Beiträge zur vergl. Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen. Bibl. botanica Heft 23, daselbst weitere Litteratur.

[5]) Solche Haftscheibenbildung findet sich auch bei Ectocarpeen, hier aber nicht allgemein. Vgl. die in S. I p. 163 angeführten Fälle.

als kurze Anhängsel erscheinen, ebenso wie dies bei den oben erwähnten Muscineen Ephemerum, Lejeunia Metzgeriopsis u. a. der Fall ist.

So sehen wir also bei allen den genannten Algen die Jugendstadien die beiden Eigentümlichkeiten entweder getrennt oder zusammen aufweisen: einerseits eine primitivere Gestaltung, die übereinstimmt mit der verwandter Formen (Polysiphonia Binderi) oder mutmafslicher Vorfahren (Batrachospermum etc.), andererseits Anpassungen, welchen wir eine phylogenetische Bedeutung nicht beilegen können, und die bei diesen Thallophyten meist (aber nicht immer) mit der Befestigung am Substrat zusammenhängen.

Für das Verhalten der Muscineen mögen die wenigen oben kurz angeführten Beispiele hier genügen, da die interessanten Keimungserscheinungen dieser Gruppe im speciellen Teile eingehende Berücksichtigung finden werden.

Erwähnt sei nur, dafs, ganz abgesehen von dem Auftreten des Protonemas, dieser höchst eigentümlichen Jugendform, die Primärblätter der jungen Moospflanzen von Interesse sind, indem sie bei solchen Pflanzen, wo die Folgeblätter besondere Anpassungen zeigen, mit der einfacheren Gliederung anderer Moose übereinstimmen. So bei Sphagnum, Fissidens, Polytrichum.

II. Gefäfskryptogamen.

Die Entwicklung der Geschlechtsgeneration wird gleichfalls im speciellen Teile ausführlich besprochen werden; hier sei nur der

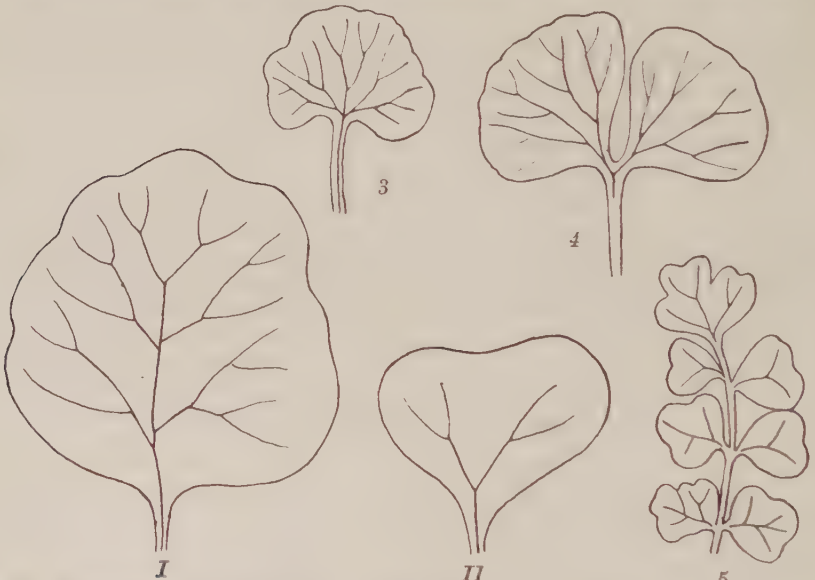


Fig. 92. Primärblätter von Farnen. *I*, *II* Scolopendrium officinarum; *3*, *4* Asplenium Ruta Muraria; *5* älteres Blatt von Aspl. viride. (Vergr.)

Jugendstadien der ungeschlechtlichen Generation gedacht, weil sie für die hier behandelte Frage besonders lehrreich sind; das Verhalten der wenigen hierher gehörigen Wasserpflanzen wird mit den angiospermen Wassergewächsen zusammen zu erwähnen sein.

Die Entwicklung der Equiseten und Lycopodinen erfolgt im wesentlichen homoblastisch. Die Farne sind bekanntlich ausgezeichnet durch eine grofse Formenmannigfaltigkeit in der Blattbildung. Die Primärblätter aber sind selbst bei Farnen, deren Folgeblätter sehr voneinander abweichen, übereinstimmend. So sind in Figur 92 abgebildet Primärblätter von Asplenium Ruta Muraria und von Scolopendrium. Es sind dies zwei Farne, deren Folgeblätter so verschieden sind, wie nur irgend möglich. Scolopendrium besitzt eine langgestreckte, einfache, Aspl. Ruta Muraria eine reich zerteilte Blattfläche. Die Primärblätter aber gleichen sich sehr. Wir sehen sie von gabelig geteilten Nerven durchzogen, auch die Blattfläche selbst weist bei manchen Formen eine Gabelung auf, aber selbst wo dies nicht der Fall ist, ist die Wachstumsweise der Blätter eine übereinstimmende. In dem Blatte II von Scolopendrium ist schon ein aus den gabelig entstandenen Nerven sympodial entstandener Mittelnerv sichtbar, der später immer deutlicher hervortritt, und während man die Gabelteilung auch bei den folgenden, schon Fiederbildung zeigenden Blättern mancher Formen noch deutlich verfolgen kann, treten wenigstens scheinbar die Fiedern am Scheitel des erstarkten Blattes immer mehr als seitliche Bildungen auf. Diese Bemerkungen beziehen sich auf die Farnblätter, bei denen frühzeitig das Scheitelzellwachstum durch Randzellenwachstum ersetzt wird (vgl. den speciellen Teil). Bei manchen, wie Ceratopteris thalictroides, ist die Scheitelzelle noch vorhanden, wenn schon einige Fiedern angelegt sind, die dann natürlich zweifellos seitliche Aussprossungen der Blattanlage darstellen. Auch in diesem Falle erscheinen übrigens die Primärblätter deutlich als Hemmungsbildungen, auch sie haben ursprünglich Scheitelzellwachstum, das nur viel frühzeitiger (vor dem Auftreten von Verzweigungen) in Randzellwachstum übergeht[1]).

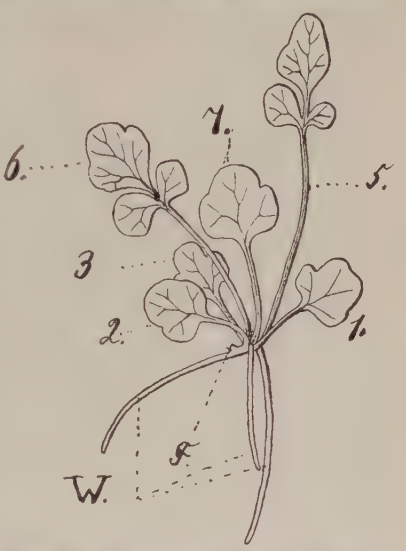


Fig. 93. Keimpflanze von Doodya caudata. Die Blätter der Reihenfolge nach beziffert. Während Blatt 5 und 6 schon die Gestalt gefiederter Blätter erreicht hatten, ist 7 infolge ungünstiger äufserer Einwirkungen wieder auf die Gestalt von 2 herabgesunken.

Es würde keinen Zweck haben, den allmählichen Übergang zu den Folgeblättern hier ausführlich zu schildern. Dagegen ist auf zwei Thatsachen aufmerksam zu machen.

1. Der Entwicklungsgang der Primärblätter ist trotz aller äufseren Verschiedenheit mit dem der folgenden übereinstimmend, sie sind Hemmungsbildungen.

2. Dies zeigt aufser der morphologischen Betrachtung auch die Thatsache, dafs die Ausbildung der Primärblätter schwankt, dafs die höhere Blattform um so rascher erreicht wird, je kräftiger die Keimpflanze ist, und ferner das Experiment. Man kann nämlich die Blattbildung einer Pflanze auch im späteren Alter wieder auf die Primärblattstufe herunterdrücken, wenn man sie unter ungünstige Bedingungen bringt. Dies zeigt z. B. Figur 93. Die

[1]) Die Primärblätter von Polypodium vulgare zeigen keine dichotome Nervatur; hier bleibt wohl ebenfalls die Scheitelzelle länger erhalten.

Keimpflanze hat mit Blatt 5 schon den Typus eines gefiederten Blattes erreicht, wenngleich erst zwei Blattfiedern vorhanden waren, Blatt 7 aber hat wieder ganz die Ausbildung der ersten Primärblätter, z. B. von Blatt 2, angenommen, eine andere Pflanze sank von vier Fiederpaaren zunächst auf zwei herab, und würde, wenn sie unter den ungünstigen Verhältnissen weiter vegetieren könnte, schliefslich auch die Primärblattform wieder haben auftreten lassen. In weiteren Versuchen gelang es, bei Pflanzen, die schon Blätter mit mehr als vier Fiederpaaren entwickelt hatten, die Blattbildung auf die durch Blatt 6 und 7 in Figur 93 dargestellte Stufe herunterzudrücken, ein weiterer Beweis für die oben dargelegte Anschauung. Bei älteren, mit stärkerer Sprofsachse, vielen Reservestoffen etc. versehenen Pflanzen wird eine solche Reduktion viefach unmöglich sein, namentlich auch deshalb, weil hier am Vegetationspunkt schon mehr Blattanlagen vorhanden und in ihrer Gliederung bestimmt sind, und weil der Pflanze mehr Baustoffe zur Verfügung stehen, die eine ungünstige Beeinflussung zunächst äufserlich weniger hervortreten lassen.

III. Gymnospermen[1]).

Die Gestaltung der Keimpflanzen der Cycadeen bietet für unsere Betrachtung nichts Besonderes[2]). Dagegen haben diejenigen mancher Coniferen um so mehr die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, als manche derselben in der Gärtnerei eine Rolle spielen. Man kann nämlich, namentlich bei manchen Cupressineen, die Jugendformen „fixieren", d. h. während sie normal nur ein mehr oder weniger rasch vorübergehendes Entwicklungsstadium darstellen, kann man ihre Dauer künstlich verlängern oder zu einer (theoretisch) unbegrenzten machen. Es ist dies auf zweierlei Weise möglich: entweder benützt man Seitensprosse der Keimlinge[3]), welche die charakteristische Jugendform zeigen, als Stecklinge, oder man entfernt über den basalen Seitensprossen den Haupttrieb, die ersteren wachsen dann kräftig heran und behalten die Jugendgestaltung bei, während sie normal von dem sich stärker und in abweichender Form entwickelnden Hauptsprofs unterdrückt werden. Auch in späterem Alter behält übrigens, wie wir sehen werden, die basale Region der Pflanzen vorzugsweise die Fähigkeit bei, Sprosse der Jugendform hervorzubringen. Das Verhalten möge an einigen Beispielen geschildert sein.

1. Pinus. Die Kiefern haben bekanntlich an den Sprofsachsen, welche das bleibende Gerüst der Pflanze darstellen, nur braune, als Knospenschuppen dienende, nach der Knospenentfaltung bald abfallende „Niederblätter". In deren Achseln stehen Kurztriebe, welche zwei oder mehrere nadelförmige Blätter hervorbringen (bei Pinus monophylla nur eines). Die Keimpflanzen dagegen bringen stets nach den Kotyledonen Laubblätter an den Langtrieben hervor, dies geschieht bei P. Pinea mehrere Jahre hindurch[4]). Bei Pinus silvestris dagegen verschwinden die Primärblätter schon im zweiten Jahre, an der Basis der austreibenden Knospe sind sie noch vorhanden, nach oben

[1]) Vgl. betreffs derselben auch die Abhandlungen von Carrière und Beissner (citiert in meiner oben erwähnten Arbeit, Flora 1889).

[2]) Ebenso sind bei Ginkgo die Primärblätter lediglich Hemmungsbildungen.

[3]) Das erstere Verfahren ist seit langer Zeit bekannt, das zweite meines Wissens von mir zuerst angewendet worden. Es ist deshalb von Interesse, weil es zeigt, dafs hier auch Korrelationsverhältnisse eine Rolle spielen: Bei normaler Entwicklung werden die basalen, die Jugendform zeigenden Triebe unterdrückt von denen der Folgeform; entfernt man die letztere, so erstarkt erstere und gewinnt eine ganz andere Dauer als sonst.

[4]) Übrigens ist bei einer und derselben Art die Dauer und Entwicklungsstärke der Jugendform oft verschieden.

hin aber gehen sie in die Schuppen über, in deren Achseln die Kurztriebe stehen. Die Jugendform läfst sich nach den Angaben in der Litteratur durch Stecklinge „fixieren", indes ist mir dies, da die Stecklinge nicht anwuchsen, nicht gelungen. Die nadelförmigen Primärblätter sind anatomisch einfacher gebaut als die folgenden (vgl. Kaufholz a. a. O.). Namentlich sind die Einrichtungen zur Transpirationsverminderung in viel geringerem Grade vorhanden, wie sich dies von Pflanzen erwarten läfst, die im Schutze anderer heranwachsen. Bei Larix zeigen die Jugendstadien (im ersten, unter Umständen auch im zweiten Jahre) insofern eine Abweichung, als die Blätter hier den Winter überdauern, wie die der Pinus- (und der mit Larix nahe verwandten Cedrus-Arten), während sie an älteren Sprossen im Herbst abfallen.

Cupressinen. Die Blattbildung bei dieser Gruppe ist eine sehr verschiedene, selbst innerhalb einer Gattung. Juniperus communis z. B. hat die für die Nadelhölzer typische Blattform: abstehende Nadeln. Bei Juniperus virginiana, Cupressus-, Callitris-, Chamaecyparis-, Thuyaarten sind die Blätter der ausgebildeten Sprosse mit ihrer Oberseite gröfstenteils mit der Sprofsoberseite „verwachsen", die Nadelblätter auf die Jugendform beschränkt. An den männlichen Pflanzen von Junip. chinensis treten aber auch im späteren Alter vielfach noch Zweige mit nadelförmigen Blättern auf (vgl. S. I Fig. 11). Die Blütenkätzchen stehen aber gewöhnlich nur an den Zweigen mit anliegenden, schuppenförmigen Blättern, gelegentlich traf ich sie auch in den Achseln nadelförmiger an. Zweige mit nadelförmigen Blättern, welche ich vor sieben Jahren als Stecklinge benützte, sind unterdessen zu über 1,5 m hohen Büschen herangewachsen, die ihre Blattform beibehalten haben, später aber wohl auch Zweige mit anliegenden Blättern hervorbringen werden.

Die Jugendformen aller der genannten Formen haben abstehende Blätter und lassen sich in dieser Form fixieren, sie werden zu hohen Stämmen von ganz anderem Aussehen als die normal entwickelten Pflanzen derselben Art[1]). Meist sind sie aber nicht im stande, Blüten hervorzubringen, doch kann dies in einzelnen Fällen erfolgen. Ich habe dafür früher (Flora 1889 S. 36) aus der Litteratur Beispiele angeführt und später selbst am Gardasee einen derartigen Fall beobachtet. Da die Jugendform hier — ebenso wie bei Pinus — als die ursprünglichere zweifellos zu betrachten ist, so haben wir auf diesem Wege die Stammform der Pflanzen gewissermafsen aufleben lassen! Für die Auffassung der Entwicklung überhaupt ist es von grofsem Interesse, dafs die fixierten Jugendformen gewöhnlich ihre Gestaltung beibehalten und in einem Alter und bei einer Gröfse, bei der die normalen Pflanzen längst geschlechtsreif sind, gewöhnlich keine Sexualorgane hervorzubringen vermögen, trotzdem die äufseren Bedingungen dazu vorhanden sind.

Zwischen Jugendform und Folgeform giebt es natürlich Übergänge. Auch diese lassen sich fixieren, gehen dann aber unter günstigen Bedingungen später mehr oder weniger rasch in die Folgeform über.

Es ist wahrscheinlich, namentlich auch aus Analogie mit den unten zu besprechenden Fällen, dafs auch bei den bisher besprochenen Coniferen die Dauer der Jugendform unverletzter Exemplare durch bestimmte äufsere Einwirkungen verlängert werden kann. So giebt Beyerinck nach Mitteilungen

---

[1]) Sie wurden in den Gärten früher als Retinispora ericoides etc. bezeichnet. Wenn Gärtner behaupten, dafs diese fixierten Jugendformen klein bleiben und nicht alt werden, so ist zu bemerken, dafs dies durchaus nicht allgemein zutrifft (vgl. Goebel a. a O.). Indes ist nicht zu verwundern, wenn Stecklingspflanzen ein weniger gut entwickeltes Wurzelsystem haben als normale, und zudem sind die Blätter der Jugendformen meist weniger widerstandsfähig (weil zarter gebaut) als die der älteren.

verschiedener Züchter an[1]), „dafs alle Umstände, welche die Ernährung beeinträchtigen, die Erhaltung der Jugendcharaktere begünstigen", und dafs dementsprechend bei Topfkultur die Jugendform länger erhalten bleibt. Es wäre möglich, dafs die Japaner die Retinisporen durch Topfkultur (mit Wurzelschere etc.) gewonnen haben, indem also durch ungünstige äufsere Bedingungen das Auftreten der Folgeform verhindert wurde.

Von anderen Nadelhölzern sei hier nur das Verhalten von zwei, mit besonders abweichenden Vegetationsorganen ausgerüsteten Arten genannt.

Die Phyllocladusarten[2]) zeichnen sich aus durch blattähnlich ausgebildete Zweige (Phyllocladien), welche in den Achseln schuppenförmiger, kleiner, bald vertrocknender und braun werdender Blätter stehen, die aber ursprünglich noch grün sind (eine Mittelstufe zwischen dem gewöhnlichen Verhalten und dem von Pinus, wo die Blätter am Hauptstamm gleich anfangs als braune Schuppen auftreten), also auch nichts anderes als umgebildete Laubblattanlagen sind. Die ersten Blätter der ersten Jahrestriebe der Keimpflanze und dann auch wieder ein Teil der im zweiten Jahr entwickelten dagegen sind flache, grüne Nadeln. Am Ende der Triebe sind sie viel kürzer, schon am dritten Jahrestrieb aber den schuppenartigen Blättern älterer Exemplare viel ähnlicher, gehen also allmählich in diese über. Auch die Phyllocladien gewinnen erst allmählich ihre auffallend blattähnliche Gestalt, gehen übrigens an ihrer Spitze gelegentlich wieder in cylindrische, mit spiralig gestellten Blättern besetzte Zweige über. Ein „Fixieren" der Jugendform ist hier noch nicht versucht. Ganz ähnlich wie Pinus verhält sich bei der Keimung Sciadopitys, welche später statt der Kurztriebe die eigentümlichen Doppelnadeln trägt. An der Keimpflanze folgen auf die beiden lineal-lanzettförmigen Kotyledonen die dem ersten (sehr verkürzten) Jahrestriebe angehörenden Laubblätter. Diese aber sind einfach, mit ungeteilter Spitze und einfachem Gefäfsbündel. Schon der nächste Jahrestrieb läfst seine Blätter (wie Pinus) zu Schuppen verkümmern und entwickelt in deren Achseln (in seinem oberen Teile) die Doppelnadeln mit ausgerandeter Spitze und zwei Gefäfsbündeln.

IV. Angiospermen.

Nach dem in der Einleitung Erwähnten werden im allgemeinen die Verschiedenheiten in der Ausbildung der Jugend- und der Folgeform um so gröfser sein, je verschiedener die äufseren Bedingungen sind, denen beide angepafst sind, während, wo dies nicht der Fall ist, die Primärblätter, mit denen wir es hier zunächst zu thun haben, nur Hemmungsbildungen sind (wie bei den Farnen nachgewiesen wurde), falls sie überhaupt verschieden von den folgenden sind. Die Gliederung derselben ist dann eine einfachere. So sind bei den dreiblätterigen Trifoliumarten die Primärblätter einfach, ebenso bei Ononis u. a., wobei bemerkenswert ist, dafs diese Blattform bei O. Natrix sehr lange beibehalten wird. Kennedya rubicunda zeigt zunächst Primärblätter ohne Spur von Fiederblättchen, dann solche, bei denen die letzteren zwar angelegt, aber zu kleinen Spitzchen verkümmert sind[3]), an den folgenden sind sie entwickelt. (Weitere Beispiele s. Flora 1889, p. 29 ff.)

---

[1]) Botan. Zeitung 1890 p. 539.

[2]) H. Th. Geyler, Einige Bemerkungen über Phyllocladus. Abhandl. d. Senckenb. Gesellsch. Bd. XII.

[3]) Dies geschieht z. B. auch bei älteren Exemplaren von Acacia lophantha mit den untersten Fiederblättchen, was ich anführe, weil es zeigt, dafs eine Hemmungserscheinung vorliegt.

Besonders reduziert und in ihrer Gestalt von den folgenden abweichend sind die Primärblätter von Vicia Faba u. a. Sie sind hier kleine, dreizähnige Blättchen. Die mittlere Spitze stellt die Blattspreite, die seitlichen die Stipulae vor, die Blattanlage ist hier also auf einem sehr frühen Stadium stehen geblieben, und hat danach nur eine Vergrößerung, keine weitere morphologische Gliederung erfahren. Daß dem so ist, läßt sich auch experimentell nachweisen. Die an der Basis der Pflanze entstehenden Achselsprosse beginnen nämlich mit derselben Blattform. Entfernt man den Hauptsproß oberhalb einer Seitensproßanlage, so wird dieselbe dadurch zu frühzeitigem Austreiben veranlaßt, und statt der Primärblätter erhält man — je nach der Ausbildung,

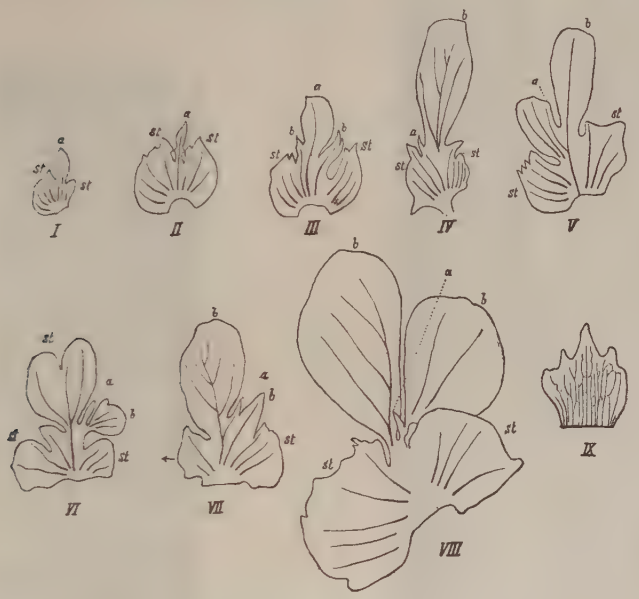


Fig. 94. Primärblätter von Vicia Faba. In *IX* ein normales, am Grunde einer Hauptachse stehendes Primärblatt. *I*—*VIII* verschiedene Umbildungsstufen von an der Basis von Seitensprossen stehenden Primärblättern, gewonnen durch Abschneiden des Hauptsprosses; *a* Blattspitze, *st* Stipulae (resp. deren Hemmungsbildungen), *b* Seitenblättchen. Die Nervatur ist nur unvollständig angedeutet.

welche dieselben schon erreicht hatten — die mannigfaltigsten Mittelbildungen zwischen ihnen und den Laubblättern oder typische Laubblätter (vgl. Fig. 94).

Derartige Fälle zeigen uns also, daß die Entwicklungshemmung der Primärblätter in Korrelation steht zu der Bildung anderer Organe derselben Pflanze. Übrigens ist klar, daß die erstentwickelten, also dem Boden nahe stehenden Blätter der Pflanze eine höhere Gliederung leichter entbehren können als die folgenden, dem Wind, Regen und anderen äußeren Faktoren mehr ausgesetzten Blätter.

Diese Verschiedenheit äußeren Verhältnissen gegenüber tritt noch auffallender hervor, wenn wir einige durch ein gemeinsames biologisches Verhalten gekennzeichnete Gruppen ins Auge fassen.

A. Kletterpflanzen.

1. Wurzelkletterer.

Sehr verschieden ist die Gestaltung der Jugendblattform von der der Folgeblätter bei manchen kletternden Aroideen. An einer kletternden Aroidee, wahrscheinlich einer Monstera- oder Philodendronart, welche an den Erythrina-Schutzbäumen einer Kakaoplantage in Venezuela emporkletterte, überzeugte ich mich von dieser Differenz. Die Blätter sind zunächst ungestielt (resp. ganz kurz gestielt) und liegen der Stammoberfläche dicht an, so die jungen Haftwurzeln des Philodendron schützend. Später ändern sie ihre Gestalt, sie bekommen eine gröfsere Spreite und einen längeren Stiel und stehen vom Stamm ab, bis endlich die grofsen, am Rande zerteilten Blätter sich bilden, die für ältere Philodendron charakteristisch sind. Die in den Gärten als „Pothos celatocaulis“ kultivierte Aroidee ist zweifelsohne eine solche Jugendform, deren weitere Entwicklung man aber noch nicht kennt, trotzdem die Pflanze eine Länge von mehreren Metern erreicht (vgl. Fig. 96).

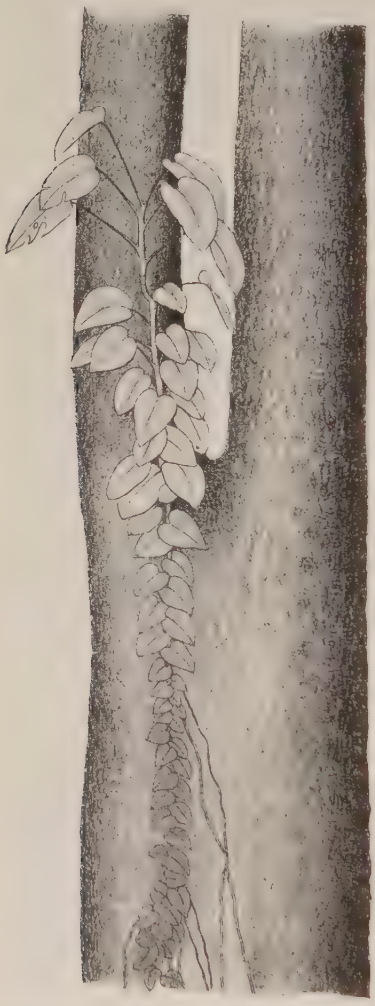


Fig. 95. Junge Pflanze einer kletternden Aroidee, nach einer in San Estéban (Venezuela) aufgenommenen Photographie. Die unteren Blätter sind, wie bei „Pothos celatocaulis“, dem Baumstamm, an welchem die Aroidee wächst, dicht angeschmiegt, die oberen erhalten eine andere Gestalt.

Fig. 96. „Pothos celatocaulis“. Jugendform. Der zweizeilig beblätterte Sprofs wächst auf einem Baumfarnstamm, dessen Oberfläche die Pothosblätter dicht angeschmiegt sind.

Ganz Ähnliches hat Ridley[1]) von „Anadendrum medium“ beschrieben, dessen Jugendform in den Gärten als Pothos flexuosus kultiviert wurde, was um so weniger zu verwundern ist, als man bei dieser Pflanze nur sehr selten alle Blattformen zusammen antrifft (während man dies bei der soeben erwähnten Pflanze leicht beobachten kann) und viele Exemplare offenbar lange auf dem Jugendstadium verharren. Die Blattformen sind in Fig. 97 dargestellt. Ridleys Beschreibung derselben ist folgende: *A* Die Blätter stehen zweizeilig und dicht zusammen, sie zeigen ein sammtiges Grün. Wenn die Pflanze höher steigt, werden sie breiter und mehr eiförmig, weniger schief, mit herzförmiger Basis und deutlicher gestielt, etwa $7^1{}_2$ cm lang und halb so breit; *B* höher hinauf werden sie länglich zugespitzt, 18—20 cm lang, 10 cm breit mit einem kurzen, dicken Stiel von $2^1/_2$—4 cm Länge; *C* noch sind sie zweizeilig und liegen flach auf dem Baumstamm. Dann erfolgt eine grofse Änderung, sie werden eiförmig zugespitzt mit herzförmiger Basis, 15—20 cm lang, 10 cm breit mit einem 12 cm langen Stiel; *D* sie sind nicht mehr zweizeilig und liegen dem Stamme auch nicht mehr an, sondern spreizen nach allen Richtungen. Ihr dunkles, glänzendes Grün zeigt, dafs sie sehr verschieden von den zarten, sammtig grünen Blättern der unteren Region sind. Dann beginnen sie, während Umrifs und Gröfse der letzten Form beibehalten wird, Anzeichen für fiederschnittige Gliederung zu zeigen; *E* der Stiel wird über 20 cm lang und erhält ein „Knie“ nahe der Spreite, die jetzt etwa 25 cm lang und bis nahe auf die Mittelrippe fiederschnittig ist, an beiden Seiten der letzteren befinden sich eine Anzahl elliptischer Durchlöcherungen; *F* endlich erhält die Blattspreite eine Länge von über 40 cm mit schmalen, $2^1/_2$—4 cm breiten Segmenten, ähnlich wie ein Raphidaphora-Blatt; *G* die Pflanze ist jetzt blühreif, sie bildet aber häufig noch eine andere Blattform; *H* es entstehen nämlich oft lange, herunterhängende Ausläufer, diese besitzen breite, ovale oder fast runde Blätter, die an der Basis herzförmig und fast sitzend sind.

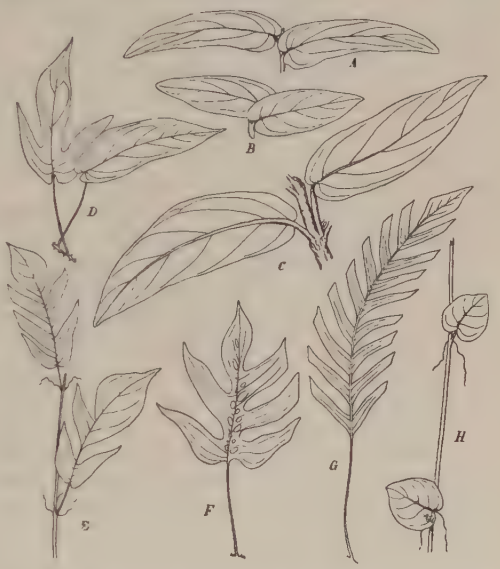


Fig. 97. Verschiedene Blattformen von Anadendrum medium („Pothos flexuosa“) nach Ridley. Stark verkl. *A* Ungestielte „Sammetblätter“; *B* höher oben stehende, dickere Blätter; *C* Auftreten des Stieles; *D*—*G* weitere Differenzierung (*G* Blatt einer blühbaren Pflanze); *H* Blätter eines „Ausläufers“.

Wenn die Pothos-Form an einem Felsen oder einer Mauer wächst, bleibt sie ohne höhere Entwicklung[2]), an einem Baumstamm kann sie

[1]) Ridley, Pothos flexuosus Hort. Gardeners Chronicle I p. 527. 1894.

[2]) Dies möchte ich nach dem Verhalten des Epheu kaum als allgemein giltig betrachten; wenigstens ist durchaus nicht einzusehen, woher eine solche Verschiedenheit kommen sollte.

und thut es auch gewöhnlich, sich zur Raphidophora-Form entwickeln, wenn sie hoch genug gewachsen ist. Stecklinge der letzteren Form kehren nie zur Pothos-Form zurück. Beide Formen aber bilden, wenn sie über ihre Stütze hinauswachsen, die lange, hängende, ausläuferähnliche Form mit runden, entfernt stehenden Blättern. Ridley meint, dafs die Entwicklung der Raphidophora-Form mit dem Lichte nichts zu thun habe, da sie nicht selten in ganz dunklen Teilen des Waldes erfolge, während die Pothos-Form auf einem dem Sonnenlicht ausgesetzten Felsen oder Baumstamm sich nicht weiter entwickle. Vielleicht fehlen hier indes die andern zum normalen Wachstum nötigen Faktoren (Feuchtigkeit etc.), und es wird deshalb die Pflanze auf dem Jugendstadium zurückgehalten, ähnlich wie dies oben von einigen Coniferen ausgeführt wurde. Jedenfalls wäre es von grofsem Interesse, diesen Fall experimentell näher zu prüfen. Die verwandten Arten, Anadendrum marginatum und A. montanum, haben keine derartigen Jugendformen.

Ähnlich wie diese Aroideen verhalten sich auch einige Kletterpflanzen, die anderen Familien entstammen. Eine Ähnlichkeit, die z. B. daraus hervorgeht, dafs die Jugendformen der ersteren häufig in den Gärten mit denen von Marcgraviea verwechselt wurden[1]). Die Marcgravien gehören zu den auffallendsten Kletterpflanzen der tropisch-amerikanischen Flora. Die Jugendform besitzt plagiotrope Sprosse, deren dem Baumstamm anliegende Blätter die Wurzeln decken, während später nicht wurzelnde, orthotrope oder doch jedenfalls vom Substrat abstehende Sprosse entstehen mit viel gröfseren, gestielten Blättern, an diesen entstehen dann auch die Blüten[2]). Ähnlich verhalten sich einige kletternde Ficusarten, so Ficus scandens und F. pumila, die man in unseren Gewächshäusern fast stets nur in der plagiotropen Jugendform sieht.

Wie bei diesen Pflanzen die Jugendform offenbar eine in Verbindung mit der kletternden Lebensweise entstandene Anpassung darstellt, so auch beim Epheu, dessen Jugendsprosse abweichend von denen der verwandten Araliaceen nach $^1/_2$ beblättert und plagiotrop sind. Nur läfst sich die abweichende Blattform dieser Jugendsprosse (sie haben 3—5 lappige Blätter, während die der orthotropen, blütentragenden Sprosse eiförmig zugespitzt sind) mit den äufseren Verhältnissen zunächst nicht in Verbindung bringen. Wenn man neuerdings die gezackte Blattform der Jugendsprosse mit ihrer Zusammenfügung zu einem „Blattmosaik" hat in Beziehung bringen wollen, so ist dies, wie eine unbefangene Naturbeobachtung zeigt, erdichtet oder als ein seltener Ausnahmefall herausgegriffen, welcher die Zweckmäfsigkeit der Blattform beweisen soll. Die orthotropen, nach $^2/_5$ (auch $^3/_8$ und $^8/_{13}$) beblätterten radiären Sprosse treten erst nach Erreichung eines gewissen Alters auf, und bilden sich wohl nur, wenn Licht von höherer Intensität zur Verfügung steht, als es zur Bildung der plagiotropen Sprosse ausreicht.

[1]) Mehrmals wurden mir Aroideenjugendformen von Handelsgärtnereien als „Marcgravia" zugesandt. — Bei anderen Marcgraviaceen, z. B. Norantea guianensis, scheint eine abweichende Jugendform nicht vorhanden zu sein.

[2]) Die verschiedenen Blattformen sind auch anatomisch verschieden. Die Blätter der plagiotropen Sprosse haben namentlich auf der Unterseite ein verhältnismäfsig dickes, lufthaltiges Gewebe, dessen Intercellularräume vielleicht manchmal mit Wasser injiziert sind, jedenfalls aber eine Schutzdecke für die Wurzeln bilden. Wächst Marcgravia auf einem dünnen Aste, so krümmen sich die Blattflächen entsprechend um den Ast herum. Hier wie bei den oben erwähnten kletternden Aroideen sind die Jugendblätter ferner nach dem Typus der „Sammetblätter" erkannt; ein auf das Blatt gebrachter Wassertropfen breitet sich bei Marcgravia rasch aus.

Die ersten Blätter, die bei der Keimung auftreten, gleichen übrigens denen der orthotropen Sprosse, obwohl die Keimlinge von Anfang an zweizeilig beblättert sind, die fünflappigen Blätter treten erst im zweiten Jahre auf[1]). In der Gärtnerei werden die radiären Sprosse vielfach als Stecklinge benutzt, die zu „Epheubäumchen" (fälschlich als var. arborea bezeichnet) heranwachsen und lange Zeit fortleben können. Gelegentlich

Fig. 98. Hedera Helix. Ein Stück eines in einen Blütenstand endigenden Astes. Die Blattform ist verschieden von der der sterilen Sprosse (*2*). (Lehrb.)

entwickeln sie an ihrer Basis Sprosse, welche auf die Jugendform zurückschlagen.

Wir haben bei den genannten Kletterpflanzen also Jugendformen, die ausgezeichnet sind durch plagiotropen Wuchs und damit in Zusammenhang durch abweichende Blattform und vielfach auch andere Blattstellung. Wie bei plagiotropen Sprossen aus einer radiären eine $^1/_2$ Stellung hervorgehen kann, haben wir oben (p. 80) schon bei Vaccinium Myrtillus gesehen, hier ist diese Stellungsänderung eine erbliche geworden.

2. Rankenpflanzen.

Die meisten Rankenpflanzen haben im Jugendstadium keine oder doch nur funktionslose Ranken. Letztere Thatsache ist deshalb von Interesse, weil sie uns wieder das Auftreten von Organhemmungen vor Augen führt. Fassen wir zunächst die Blattranken ins Auge, so finden wir bei manchen an der jungen Pflanze alle Übergänge von den ersten nicht rankenden Laubblättern bis zu solchen, bei denen die Ranken in ihrer Gestalt von der der Laubblätter abweichen und die Form dünner, reizbarer Fäden angenommen haben, bei Corydalis claviculata, Adlumia cirrhosa u. a. Ebenso können wir bei der merk-

[1]) Buchenau, Botan. Zeitung 1864 p. 236.

würdigen Keimung von Nepenthes (S. II, p. 98 ff.) deutlich verfolgen, wie das hier ursprünglich nur als Tierfalle (und Assimilationsorgan) ausgebildete Blatt allmählich auch zum Kletterorgan sich gestaltet. Dagegen ist bei Cobaea und den Papilionaceen der Übergang ein unvermittelter.

Als ein auch sonst merkwürdiges Beispiel sei Lathyrus aphaca erwähnt (vgl. Fig. 76). Die ganze Blattlamina hat sich hier zur Ranke umgebildet. An den Keimpflanzen erscheinen nach den (hypogaeischen) Kotyledonen zuerst einige der einfachen Primärblätter, wie sie bei Papilionaceen sehr verbreitet sind: zuerst gewöhnlich eine nicht oder nur andeutungsweise gegliederte, dann mehrere dreispitzige grüne Schuppen, die mittlere Spitze entspricht der Blattlamina, die beiden seitlichen den Nebenblättern. Darauf folgen Laubblätter mit je zwei Fiederblättchen und unsymmetrischen Nebenblättern. Die folgenden Blätter lassen die Blattlamina verkümmern, sie erscheint als kleines Spitzchen zwischen den bedeutend vergrößerten und symmetrisch gewordenen Nebenblättern. Dann erst folgen Blätter, deren Lamina zur Ranke umgebildet ist. Diese rudimen-

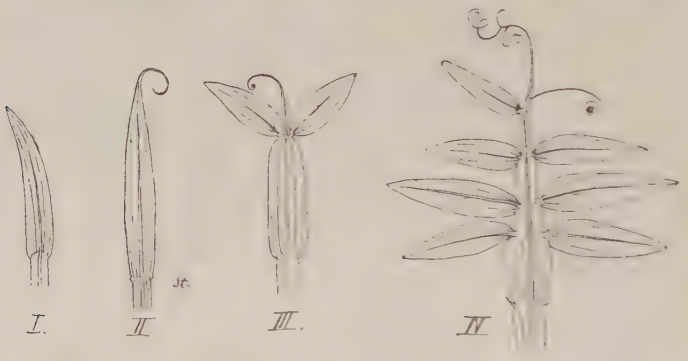


Fig. 99. Lathyrus Clymenum. Blattformen aus verschiedenen Lebensaltern einer Keimpflanze. *I* Ungegliedertes Primärblatt; *II* ein Primärblatt, in eine Ranke endigend, bei *St* die rudimentären Stipulae; *III* und *IV* Blätter, an denen die Fiederblättchen aufgetreten sind.

tären Blätter sind wohl als die ersten funktionslosen Ranken zu betrachten. Es ist anzunehmen, daſs Lath. aphaca ursprünglich eine Blattbildung wie andere Lathyrusarten besaſs, daſs nur der Endteil des Blattes als Ranke funktionierte, dann aber die Fiederblättchen verkümmerten und in Verbindung damit die Nebenblätter sich bedeutend vergrößerten. Besonders eigentümlich ist die Blattbildung bei Lathyrus Ochrus[1]), einer Pflanze, die deshalb mehrfach zu Erörterungen Anlaſs gegeben hat, weil hier in der That eine Reihe von Vorgängen miteinander verquickt sind; die ersten Blätter (Fig. 99) sind klein und schmallanzettlich. An ihrer Basis kann man jederseits einen, event. auch 2 kleine häutige Zähne unterscheiden, die wohl als verkümmerte Nebenblätter zu betrachten sind. Das Blatt wird dann größer, seine Spitze wächst aus zu einer zunächst noch rudimentären Ranke. Rechts und links (oder auch nur einseitig) tritt eine weitere Ausgliederung auf, zwei seitliche Ranken. Diese sitzen also auf einer breiten Blattfläche. Später treten auch Fiederblätter auf, und die obersten Blätter haben eine doppelte oder dreiteilige endständige Ranke und darunter 1—2 Paare Fiederblättchen; nicht selten

[1]) Ähnlich verhalten sich auch L. Clymenum und L. Mauritanicus.

steht auch einem Fiederblättchen eine Ranke gegenüber. Wie ist nun das eigentümliche Gebilde aufzufassen?[1] Irmisch hielt den flächenförmigen Teil des Blattes für einen Blattstiel. Dies widerspricht aber der Entwicklungsgeschichte und dem Verhalten anderer Papilionaceen. Bei diesen finden wir häufig Primärblätter von der in Fig. 94, *I* abgebildeten Form. Diese sind, wie ich auch experimentell nachgewiesen habe, sicher Hemmungsbildungen, die so zu stande kommen, dafs *a* nicht einem Blattstiele ohne Spreite, sondern dem ganzen oberen Teile einer Blattanlage entspricht (dem sog. Oberblatt). Ein Blattstiel ist überhaupt noch nicht gebildet. Denken wir uns *a* stark vergrößert, den darunter befindlichen Teil nur wenig entwickelt, so erhalten wir L. Ochrus (Fig. 99, *I*). Nur bleibt hier die Blattbildung lange auf diesem Stadium stehen, die Blattfläche ist also nicht ein Blattstiel[2], sondern der ganze obere Teil der Blattanlage, der sich vom unteren — dem Blattgrund — nicht mehr scharf sondert. Später entwickelt er sich dann weiter in der oben angegebenen Weise. Das Verkümmern der Nebenblätter hängt mit der Verbreiterung der ganzen Blattanlage sicher ursächlich zusammen, erstere sind als Schutzorgane für die Stammknospe überflüssig geworden, weil diese Funktion durch die breiten Blätter selbst besorgt wird. Die Verbreiterung der Blattfläche aber wird der Pflanze erlauben, rasch heranzuwachsen und ihre Wettbewerber zu verdrängen; ich möchte glauben, dafs diese Arten an ziemlich dicht besiedelten, grasigen Standorten, Hecken u. s. w. mit nicht sehr starker Beleuchtung aufwachsen. So, glaube ich, können wir auch hier noch der Umänderung nachgehen, welche erfolgte.

Ganz ähnlich verhält sich L. Nissolia, nur dafs hier auch die obersten Blätter keine Ranken entwickeln. Wie bei L. Ochrus treten an der Keimpflanze schmallanzettliche, ungefiederte, mit rudimentären Nebenblättern versehene Primärblätter auf.

Für Darwins Hypothese (Kletterpflanzen p. 154), wonach diese Art von einer ursprünglich windenden Pflanze abstammen soll, welche dann zum Blattkletterer wurde, dann die Verzweigung der Ranken einbüßte, schliefslich auch deren Rotationsvermögen und Reizbarkeit, worauf die Ranke wieder blattartig wurde, scheinen mir derzeit keinerlei positive Anhaltspunkte vorzuliegen (Darwin nimmt sogar noch eine zweimalige Veränderung in der Ausbildung der Nebenblätter an). Möglich dafs L. Nissolia von einer Rankenpflanze abstammt, dann aber ist es nicht erforderlich, einen so verwickelten Vorgang anzunehmen, wie Darwin es thut, vielmehr zeigt der Vergleich mit L. Ochrus einen einfacheren Weg.

Endlich möchte ich noch einen Fall anführen, der dadurch von Interesse ist, dafs die Eigentümlichkeit, als Ranken zu funktionieren, schon den Primärblättern zukommt. Darwin hat a. a. O., p. 47, für Tropaeolum tricolorum darauf hingewiesen, dafs es bis zu einer Höhe von 2—3′ keine Blätter erzeuge, sondern für Berührung (Kontakt) reizbare „Filamente“, welche höher am Stamm hinauf in vollkommene Blätter übergehen. Diese „Filamente“ sind nun nichts anderes als Primärblätter; dafs sie schon als Ranken funktionieren, hängt offenbar damit zusammen, dafs die Sprofsachsen aufserordentlich dünn sind, und

---

[1] Eigentlich setzt eine derartige Erörterung die im allgemeinen Teil noch nicht gegebene Darstellung der Blattentwicklung voraus; ich glaubte aber aus anderen Gründen den eigenartigen Fall hier nicht unerörtert lassen zu sollen.

[2] Schenck hat (in seinen „Beiträgen zur Biologie und Anatomie der Lianen“ I p. 184) die alte Irmischsche Deutung unter Nichtberücksichtigung aller entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen wieder vorgebracht.

dementsprechend die Notwendigkeit von Haftorganen hier viel früher sich geltend macht, als bei anderen Rankenpflanzen. Die von mir untersuchten Keimpflanzen hatten nur wenige „Filamente", ehe sie zur Blattbildung übergehen. Die Filamente sind verlängerte Blattanlagen, an denen eine Trennung in Stiel und Spreite noch nicht eingetreten ist. Weiter nach oben hin an der Pflanze wird eine Spreite dann sichtbar. Hier sei auch das Verhalten einer anderen Tropaeolumart kurz erwähnt. Die meisten Tropaeolumarten haben an ihren Blättern keine Nebenblätter, obwohl sie solche ursprünglich offenbar besessen haben. Tr. majus besitzt sie denn auch an den beiden ersten Blättern, allein sie zeigen schon hier einen reduzierten Charakter (zuweilen fehlt eines, und sie stehen nicht immer an dem normalen Platze).

Betreffs der rankentragenden Cucurbitaceen sei auf den speciellen Teil verwiesen, und hier nur erwähnt, dafs, wie ich früher gezeigt habe (vergl. Entw.-Gesch. p. 240), die einfache Rankenbildung der Keimpflanze bei schlechter Ernährung auch im späteren Alter noch auftreten kann.

B. Wasserpflanzen und Sumpfpflanzen.

Das Verhalten einer gröfseren Anzahl hierher gehöriger Formen wurde früher (S. II) von mir eingehender geschildert[1]). Es sei hier nur weniges kurz hervorgehoben.

Die Sarracenieen stimmen in der Gestaltung ihrer Primärblätter alle im wesentlichen überein, während die späteren oft ziemlich voneinander verschieden sind (vgl. die Abbildungen a. a. O.). Bei den Utricularien ist das Verhalten der Keimpflanzen besonders wichtig, weil es die Übereinstimmung im Gesamtaufbau der Land- und Wasserarten zeigt, die späterhin weit voneinander abweichen. Eine Anpassung, welche das Umgeworfenwerden der Keimpflänzchen erschwert, spricht sich in der Gestaltung der schildförmigen Primärblätter von Salvinia u. a., der kreiselförmigen von Azolla aus (Fig. 73 a. a. O.). Die eigentümlichen, bei manchen Nymphaeaceen auftretenden untergetauchten Primärblätter dürften als Hemmungsbildungen zu betrachten sein; späterhin entstehen dann Schwimmblätter, deren Bildung aber bei Nuphar unter ungünstigen Bedingungen ganz unterbleiben kann, so dafs die Pflanze dann fortdauernd Blätter bildet, die denen der Keimpflanzen entsprechen.

Namentlich hat das Verhalten einiger Monokotylen Veranlassung zu verschiedener Auffassung gegeben.

Alle bis jetzt untersuchten Alismaceen und Pontederiaceen und Potamogetoneen sind dadurch ausgezeichnet, dafs sie — so verschieden auch später die Blattform sein mag — ursprünglich bei der Keimung einfach bandförmige Blätter hervorbringen, die man früher irrigerweise für Phyllodien gehalten hat. Sie gehen meist durch Zwischenstufen in die höhere, mit Stiel und Spreite versehene Blattform über. Die Primärblattform wird von den einzelnen Arten verschieden lange beibehalten, am längsten von denen, die mehr untergetaucht leben. Bei diesen, z. B. Heteranthera zosterifolia, Sagittaria natans tritt die höher entwickelte Blattform meist nur an blühenden Pflanzen und in geringer Zahl auf, während zahlreiche bandförmige Blätter vorhanden sind, die bei den mehr dem Landleben angepafsten Arten nur als rasch vorübergehende Ent-

[1]) Daselbst auch zahlreiche Abbildungen.

wicklungsstufe sich finden. Solche Verschiedenheiten finden sich bei Arten einer und derselben Gattung, wie der Vergleich von S. natans und S. cordifolia zeigt, bei welch letzterer die Primärblätter kaum eine Rolle spielen.

Es fragt sich nun: sind die Primärblätter hier eine durch Anpassung an das Leben im Wasser entstandene Blattform oder nicht? Die Thatsache, dafs bei der grofsen Mehrzahl der andern Monokotylen die bandförmigen Blätter die typische Blattform darstellt, dafs ferner diese Blätter auch dem Landleben sich anzupassen vermögen, und andere Gründe führten mich früher zu der Ansicht, dafs ein Grund zu der erstgenannten obigen Annahme nicht vorliege, so wenig auch daran zu zweifeln ist, dafs ein Zusammenhang zwischen der Zahl dieser Blätter und der Lebensweise der betreffenden Pflanze vorhanden ist (vgl. a. a. O.).

Viel einfacher gestaltet als die über das Wasser tretenden sind auch bei einigen Dikotylen die untergetauchten Primärblätter anders gestaltet, als die an oder über den Wasserspiegel tretenden. So zeigt Fig. 100 eine Keimpflanze der Nymphaeacee Victoria regia, die das erste — von den folgenden noch abweichende — Schwimmblatt *d* gebildet hat, die drei diesem vorangehenden Blätter sind untergetaucht, die Blattspreite ist bei *a* noch nicht vom Stiele abgegrenzt und bei *b* und *c* anders gestaltet als bei *d*. Dafs es sich dabei um eigenartig entwickelte Hemmungsbildungen handelt, zeigt die Thatsache, dafs an den austreibenden Knollen von Nymphaea rubra dieselben Primärblätter wie an den Keimpflanzen auftreten, und Nuphar luteum verharrt unter ungünstigen Umständen (in sehr tiefem Wasser etc.) oft sehr lange auf der Stufe der Bildung von Wasserblättern, wie sie bei der Keimung sich bilden.

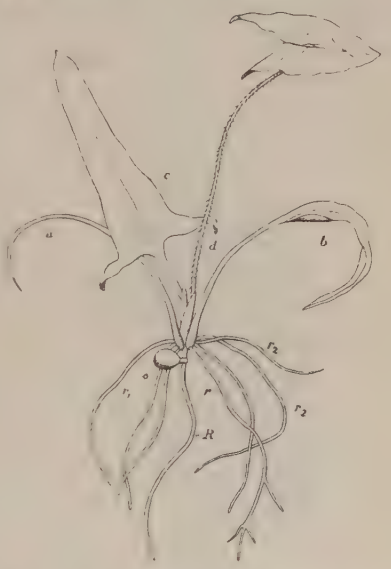


Fig. 100. Keimpflanze von Victoria regia (nach Trécul). Die Blätter nach ihrer Reihenfolge beziffert; *s* Samenschale; *R* Hauptwurzel; *r*, r_1, r_2 Seitenwurzeln.

C. Xerophile Pflanzen.

Xerophile Pflanzen, d. h. solche, die an Standorten leben, wo sie zeitweilig der Gefahr zu starker Transpiration ausgesetzt sind, besitzen bekanntlich vielfach Anpassungen an ihren Standort[1]), Anpassungen, die sich aussprechen namentlich in der Verringerung der Blattgröfse oder dadurch, dafs Blätter mit vertikal gestellter Blattspreite gebildet werden (Eucalyptus, die Phyllodien von Acacia u. a.); bei solchen Xerophilen, deren Sprofsachsen an Stelle der Blätter als Assimilationsorgane ausgebildet sind, hat vielfach eine Verbreiterung der Sprofsachsen stattgefunden.

Die Jugendstadien zeigen oft abweichende Verhältnisse und stimmen in ihrer Gestaltung mit nicht xerophilen Pflanzen überein.

[1]) Dieselben sind, weil sie die augenfälligsten sind, in den letzten Jahren bis zum Überdrufs erörtert worden.

Namentlich haben sie sehr vielfach wohl entwickelte Blätter, indes nicht immer. Die Blattentwicklung der Keimpflanzen ist bei Kakteen, bei Casuarina, bei Ruscus aculeatus, R. Hypoglossum u. a. keine wesentlich andere als späterhin. Aber selbst nahe verwandte Formen können hierbei Verschiedenheiten zeigen, denn Ruscus androgynus (Semele androgyna) besitzt an der Keimpflanze grofse, wohl entwickelte Laubblätter, die später nicht mehr auftreten, vielmehr sind dann auch hier die Blätter zu kleinen Schuppen verkümmert. Schon oben wurde hervorgehoben, dafs der Mangel xerophiler Charaktere bei derartigen Jugendformen damit zusammenhänge, dafs die Keimpflanzen im Schutze anderer Pflanzen aufwachsen, und dafs ihre Entwicklung überhaupt nur dann stattfindet, wenn genügend Wasser vorhanden ist, während die weiterentwickelte Pflanze anderen Ansprüchen zu genügen hat.

Fig. 101. Sprofs von Ruscus aculeatus. Auf den blattähnlichen Phyllocladien (*cl*) haben sich Blüten entwickelt. (Lehrb.)

Fig. 102. Keimpflanze von Acacia. Die Primärblätter *1*—*4* sind wie bei anderen Acaciaarten; bei *5* und *6* Übergang zur Phyllodienbildung; *7*—*9* Phyllodien. (Lehrb.)

Auch hierfür sei eine Reihe von Beispielen aufgeführt.

1. Das bekannteste und am häufigsten angeführte bilden die Phyllodien besitzenden Akazien. Die Phyllodien entstehen, indem der Blattstiel (zuweilen auch die Blattspindel) sich in vertikaler Richtung verbreitert, während die Blattspreite verkümmert. Die Keimpflanzen (Fig. 102) aber haben — soweit sie untersucht sind — ausnahmslos Blätter, die mit denen der sonstigen Akazien übereinstimmen, d. h. doppelt gefiederte Spreiten und einen normalen Blattstiel besitzen. An den folgenden verbreitert sich der Blattstiel allmählich, während die Spreite zurückgeht, bis die Phyllodienform erreicht ist. Bei einigen Arten treten übrigens auch späterhin, d. h. nach den Phyllodien, Laubblätter auf, z. B. Ac. heterophylla.

2. An Acacia angeschlossen sei das Verhalten von Eucalyptus, wo zwar im späteren Lebensalter keine Phyllodien, wohl aber messerklingenförmige,

hängende, auf beiden Seiten gleichgebaute Blätter entstehen, die zerstreut an den Sprofsachsen stehen. Die Keimpflanze aber bildet längere Zeit hindurch an ihren vierkantigen Zweigen ovale, gekreuzt stehende Blätter, die dorsiventral gebaut sind — die beiden Entwicklungsstufen haben einen ganz verschiedenen Habitus.

3. An das oben von vielen Cupressineen angeführte Verhalten schliefst sich dasjenige mancher Dikotylen mit ähnlichem Habitus, d. h. schuppenförmig anliegenden Blättern. Einige neuseeländische Veronicaarten zeigen diesen Habitus ganz besonders auffallend (V. cupressoides, V. lycopodioides).

Soweit die Keimpflanzen dieser Arten bekannt sind, zeigen sie alle abstehende Blätter, die wie die anderer Veronicaarten mit Stiel und Spreite versehen sind, eine Gliederung, die bei den später auftretenden Blättern verschwindet. Dasselbe Verhalten ist nach den (unten zu erwähnenden) Rückschlagserscheinungen anzunehmen für die cupressoide Myrtacee Melaleuca micromeris. Auch Passerina hirsuta[1]) hat in der Jugend abstehende, später anliegende Blätter, während andere Passerinaarten nur die der Jugendblattform von P. hirsuta entsprechenden Blätter besitzen.

4. Pflanzen, bei denen die Folgeblätter verkümmert sind.

Zylla myagroïdes ist eine Crucifere, deren chlorophyllhaltige Sprofsachsen zu Dornen ausgebildet und nur mit verkümmerten Blättern besetzt sind, in der Jugend hat sie grofse, wohl entwickelte Blätter (S. I Fig. 3).

Bei den Keimpflanzen und den neu austreibenden Sprossen von Clematis afoliata läfst sich die allmählich eintretende Reduktion der Blätter sehr schön verfolgen.

Bei Carmichaelia sind die Sprofsachsen abgeflacht und mit verkümmerten Blättern versehen (neu an der Basis austreibende Sprosse verhalten sich ähnlich wie Keimpflanzen). Bei der Keimung entsteht zunächst (wie bei anderen oben erwähnten Papilionaceen) nach den Kotyledonen ein einfaches, ungeteiltes Primärblatt. Darauf folgen einige dreizählige, dann unpaarig gefiederte Blätter mit 2—3 Fiederpaaren. Von diesen treten aber nur wenige auf, die Blattbildung sinkt bald wieder herunter, entweder zunächst wieder auf ein dreizähliges Fiederblatt oder sofort auf ein einfaches. Weiter oben sind dann am flachen Stamm die Blätter ganz und gar zu kleinen Schuppen verkümmert. Die Blattbildung erreicht also in den gefiederten Laubblättern allmählich ihren Höhepunkt und sinkt dann wieder herunter. Die Übereinstimmung der Primärblätter mit den nach den Laubblättern auftretenden Hemmungsbildungen zeigt besonders deutlich, dafs auch die Primärblätter demselben Vorgang ihre Entstehung verdanken. Bei Carm. Engsii traten an den Keimpflanzen nur noch einfache Laubblätter auf, die bei manchen Exemplaren auch zu ungestielten kleinen Schuppen verkümmert waren, so dafs wir auch hier in einer Gattung den Übergang von heteroblastischer zu homoblastischer Keimung haben. Ähnlich wie Carm. stricta keimt Bossiaea rufa. Die Hauptachse der Keimpflanze besitzt eine Anzahl gestielter, ovaler Blätter und ist nicht verbreitert, sie verkümmert später, während aus den Achseln der Kotyledonen und unterhalb derselben Zweige hervortreten, welche allmählich zu Phyllocladien sich ausbilden. An diesen flachen Sprossen sind von den Blättern nur die kleinen, spitzen Stipulae übrig, deren Spreitenanlage verkümmert ist (die Angabe Hilde-

[1]) Vgl. die Abbildung bei Pasquale, Sulla eterofillia. Napoli 1867. Tav. I.

BRANDS, „von den Blattspreiten ist nichts vorhanden", ist sicher irrig). Andere Bossiaeaarten besitzen übrigens flache Zweige mit wohl ausgebildeten Blättern (B. heterophylla) oder, wie B. microphylla, cylindrische Zweige mit zahlreichen Laubblättern (ASKENASY a. a. O. pag. 4); es finden sich also in einer Gattung alle Übergangsstufen.

Auch Ulex europaeus, dessen Blätter in erwachsenem Zustand in Dornen verwandelt sind, besitzt als Keimpflanze (von den ersten Primärblättern abgesehen) dreizählige Laubblätter wie andere Genisteen. An den höher stehenden Blättern werden die seitlichen Teilblättchen immer schmäler und kommen zuletzt gar nicht mehr zur Ausbildung. Das einfach lineal gewordene Blatt aber gestaltet sich allmählich zum Dorne um; auch aus den Zweigen entwickeln sich Dornen.

Das Verhalten von Colletia verdient hier gleichfalls Erwähnung (Abbildung: S. I Fig. 8). Die Colletien sind dornige Sträucher mit bei älteren Pflanzen kleinen, hinfälligen Blättern. Besonders eigentümlich ist Colletia cruciata, bei welcher die zu Dornen sich entwickelnden Seitensprosse stark abgeflacht sind. Die Keimpflanzen aller mir bekannten Colletiaarten sind nun im wesentlichen gleich gebaut; sie besitzen cylindrische Sprofsachsen mit wohl entwickelten Laubblättern, und die Abflachung der Sprofsachsen bei C. cruciata beginnt erst später: die Gestaltung der Keimpflanzen weist also auch hier einen ursprünglicheren Charakter auf.

Das Verhalten von C. cruciata findet ein Analogon bei manchen Kakteen.

Bei den Kakteen tritt, wie oben erwähnt, zwar Laubblattbildung auch an den Keimpflanzen nicht auf, die Blätter sind auch hier zu Schuppen, resp. zu Dornen umgebildet, aber die Sprofsachsen zeigen vielfach primitivere Gestaltungsverhältnisse als später. Als „typisch" für die Mehrzahl der blattlosen Kakteen können wir folgende Ausbildung des Vegetationskörpers betrachten: fleischige, mit chlorophyllhaltigem Gewebe überzogene Sprosse, die in der Achsel kleiner, schuppenförmiger Blätter Dornenbüschel tragen. Die Dornen sind umgebildete Blätter, die auf einem in der Blattachsel stehenden, sehr bald verkümmernden Seitensprofs sich bilden. Bei vielen Formen sind diese Dornenbüschel in Längskanten angeordnet, eine Form, die wir als die Cereus-Form bezeichnen können. Von dieser weichen sehr auffallend ab die mit flachen, blattähnlichen Sprofsachsen versehenen Arten von Epiphyllum, Rhipsalis und Phyllocactus (letztere Gattung von Cereus eigentlich nur habituell verschieden). Verfolgen wir aber die Keimungsgeschichte, so zeigt sich, dafs die Keimpflanze vielfach (und bei den einzelnen Arten in verschiedenem Grade) noch eine mit der „typischen" Gestaltung übereinstimmende Ausbildung zeigt; wir können auch hier an der Keimpflanze verfolgen, wie die Umbildung vor sich gegangen ist.

Fig. 103 zeigt eine Keimpflanze von Phyllocactus phyllanthoïdes. Es treten hier zunächst vierkantige, mit Dornenbüscheln besetzte Sprofsachsen auf, die ganz aussehen wie ein Cereus. Von den vier Kanten bleiben dann nur zwei übrig, die Sprofsachse flacht sich bedeutend ab, und wir haben aus der Cereus-Form die scheinbar weit abweichende Phyllocactus-Form hervorgehen lassen. Andere Arten derselben Gattung zeigen nun zwar bei der Keimung auch noch vier Kanten angedeutet, aber zwei derselben treten nur noch ganz rudimentär auf, in Gestalt je eines Dornenbüschels, das über den Zwischenraum über den Kotyledonen fällt. Bei ungenauer Betrachtung würde man glauben, die Keimpflanze sei von Anfang an zweikantig (so z. B. bei Phylloc. phyllanthus). Ganz

ähnliche Erscheinungen zeigen, wie ich a. a. O. nachgewiesen habe, auch Epiphyllum- und Rhipsalisarten mit flachen Sprofsachsen. Aber auch bei solchen Kakteen, welche später ihre Sprofsachsen nicht abflachen, treten bei der Keimung cereusähnliche Sprosse auf, die in phylogenetischer Hinsicht von höchstem Interesse sind.

Die zwei auf Bäumen wachsenden Arten Rhips. cassytha und Rh. paradoxa sind im ausgebildeten Zustande einander so unähnlich, wie nur

Fig. 103. *A* Keimpflanze von Phyllocactus phyllanthoïdes. Es treten zuerst mehrkantige, cereusähnliche Sprosse auf, bei dem jüngsten Sprosse ist aber die Kantenzahl schon auf drei vermindert; die Kanten sind aber flügelförmig entwickelt. Später sind nur noch zwei Kanten vorhanden.

irgend möglich. Erstere hat lange, dünne, dornenlose Sprosse, letztere sehr sonderbar gestaltete, abwechselnd dreikantige (vgl. die Habitusbilder in S. I).

Die Keimpflanzen beider Arten aber stimmen (von Gröfsenverhältnissen etc. abgesehen) in der Hauptsache miteinander überein, und zwar darin, dafs die kantige, mit Stachelbüscheln besetzte, also cereusähnliche Sprosse besitzen. Es würde zu weit führen, andere Beispiele von den Kakteen hier mitzuteilen, es kann auf das in den „Schilderungen" Gesagte verwiesen werden. Dafs gerade bei den Kakteen die Keimpflanzen in so lehrreicher Weise zeigen, wie von einer gemeinsamen Grundform aus die verschiedenen Formen des Vegetationskörpers zu stande gekommen sind, dürfte damit zusammenhängen, dafs wir in ihnen, wie es scheint,

eine phylogenetisch junge Familie vor uns haben, in der auch eine Abtrennung von Gattungen kaum streng durchzuführen ist.

Zusammenfassung.

Bei der Entwicklung der Pflanzen aus dem Keime (Spore, Samen) treten vielfach Gestaltungsverhältnisse auf, die von den späteren abweichen. Namentlich ist dies der Fall, wenn der Keimling anderen Verhältnissen angepafst ist als die späteren Entwicklungsstadien. Die Gestaltung der Primärstadien kann aber selbst innerhalb einer und derselben Gattung eine verschiedene sein, und auch bei einer Art schwanken. In einer Reihe von Fällen zeigt sie den Folgestadien gegenüber, wie der Vergleich mit verwandten Formen zeigt, offenbar die ursprünglicheren, später durch Anpassung geänderten Verhältnisse. So sind die Keimpflanzen der aus sympodial verketteten, dorsiventralen Sprofssystemen bestehenden Ulmen, Buchen, Hainbuchen orthotrop und radiär, wie die verwandten Formen zeitlebens. Bei xerophilen Pflanzen tragen vielfach die Keimpflanzen noch nicht die mit der xerophilen Lebensweise in Zusammenhang stehenden Charaktere, ebenso bei manchen Rankenpflanzen u. a. Andererseits sind in anderen Fällen die Jugendstadien unzweifelhaft die, welche durch Anpassung verändert sind (Hedera, Marcgravia, Salvinia u. a.), und vielfach spricht sich in der Organbildung der Keimpflanzen, namentlich der Blattbildung, einfach eine, wahrscheinlich durch Korrelationsverhältnisse bedingte Hemmung aus.

Rückkehr zur Jugendform.

Ein besonderes Interesse beansprucht die Thatsache, dafs bei einer Anzahl von Pflanzen eine Rückkehr zur Jugendform eintreten kann, die wir als einen „Rückschlag" im ontogenetischen Sinne auffassen können. Von vornherein ist zu betonen, dafs das Auftreten dieser Rückschlagserscheinungen selbst bei den Arten einer und derselben Gattung sich verschieden verhält, bei den einen Arten unter bestimmten Bedingungen eintreten kann, bei anderen nicht, und dafs das Auftreten derselben zuweilen beschränkt ist auf bestimmte Regionen des Pflanzenkörpers oder auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium, mit dessen Überschreitung die Möglichkeit des „Rückschlags" erlischt. Die experimentelle Behandlung dieser Frage ist erst vor kurzem begonnen worden[1]) und dürfte noch manchen wertvollen Aufschlufs bringen. Vor allem hat sich bei einer Anzahl von Beispielen gezeigt, dafs ein Rückschlag zur Jugendform namentlich dann eintritt, wenn die Vegetationsbedingungen ungünstig beeinflufst werden. Dafür haben wir bei den Primärblättern der Farne oben schon ein Beispiel kennen gelernt. Derartige Pflanzen verhalten sich gewissermafsen ähnlich wie Bastarde, die zweierlei „Blut" haben. Die Eigenschaften der Eltern sind im Bastarde gewöhnlich verschmolzen, sie können aber, wie bei manchen Kakteen-Bastarden, auch getrennt zu Tage treten. Ebenso ist es bei manchen Mifsbildungen, die oft auf die Normalform, von der sie ausgingen, „zurückschlagen". Wie in diesen zum Vergleich herangezogenen Fällen tritt auch bei manchen Pflanzen in späterem Alter der Charakter der Jugendform zu Tage. Ein Beispiel, das zeigt, dafs die Möglichkeit des Rückschlags an eine bestimmte Entwicklungsstufe gebunden ist, bieten uns einige Mus-

[1]) Goebel, Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wissensch., math.-phys. Kl., 1896.

cineen. Die Keimungserscheinungen dieser Gruppe sollen im speciellen Teile ausführlich geschildert werden, hier handelt es sich nur um die allgemeine Frage. Die Marchantieen bilden bei der Keimung zunächst einen Keimschlauch, der dann an seiner Spitze in eine Keimscheibe übergeht, aus der das Pflänzchen sich entwickelt. Die Anlage zur jungen Pflanze kann bei geminderter Lichtintensität bei Preissia zur Keimschlauchbildung zurückkehren, allein nur so lange, als der später dauernd beibehaltene Bau des Vegetationspunktes (und auch die höhere anatomische Gliederung der Pflanze) noch nicht erreicht ist. Ebenso gelang es, den Zellkörper, der an dem fadenförmigen Protonema von Funaria hygrometrica als Anlage einer Moosknospe entsteht, zum Auswachsen zu Protonemafäden zu veranlassen (Goebel a. a. O.), aber auch hier nur bis zu einem gewissen Altersstadium, nämlich bis zum Auftreten der für die Moosstämmchen charakteristischen, dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle. Später können zwar beliebige Zellen der Sprofsachse oder der Blätter bei der Regeneration (vgl. p. 40) zu Protonemafäden auswachsen, nicht aber der Vegetationspunkt. Indes wurde angenommen, dafs die Fähigkeit dazu auch in ihm latent vorhanden sei, da in einem Falle, bei Schistostega osmundacea, von „abgeschwächten" Sprossen auch die Scheitelzelle zu Protonema auswuchs.

Fig. 104. Keimpflanze von Heteranthera reniformis, welche nach den gestielten Blättern mit nierenförmiger Spreite wieder bandförmige Blätter (wie sie vorher auftraten) bildete.

Von höheren Pflanzen seien folgende Beispiele angeführt:

Von sumpf- und wasserbewohnenden Monokotylen wurden oben die bandförmigen Primärblätter erwähnt. Es zeigt sich, dafs ein Rückschlag zur Primärblattform eintreten kann bei Pflanzen, deren Vegetation ungünstig beeinflufst wird. So traten an Exemplaren von Eichhornia azurea, die den Winter über als Landpflanzen gezogen wurden, Rückschlagssprosse mit bandförmigen Primärblättern auf (vgl. die Abbildungen in Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen II, pag. 287), ähnlich bei Hydrocleis Humboldti, Potamogeton natans u. a. (vgl. a. a. O.). Lehrreich ist insbesondere die Gattung Sagittaria. Die Dauer der Jugendform ist hier, wie oben erwähnt, eine sehr verschiedene, am längsten ist sie bei den Arten, die mehr als Wasserpflanzen leben, am kürzesten bei denen, die mehr Landpflanzen sind. Die letzteren, z. B. Sag. cordifolia, konnten zum Rückschlag nicht veranlafst werden, sie gingen bei Kultur in Wasser vielmehr zu Grunde. Dagegen ist S. natans eine fast submers lebende Art, die aufser zahlreichen bandförmigen, untergetauchten Blättern nur einige Schwimmblätter besitzt, während bei S. cordifolia u. a. die gestielten Blätter keine Schwimmblätter sind. Der Wechsel des Mediums und jede andere Hemmung bewirkt bei Exemplaren von S. natans, welche schon gestielte Blätter entwickelt haben, den Rückschlag zur Primärblattbildung.

Bei Dikotylen gelang die Hervorrufung von Rückschlägen in einigen Fällen auf analoge Weise. So bei einer phyllodienbildenden Acaciaart, der A. verticillata. In der Jugend treten hier, wie bei anderen derartigen Acacien, doppelt gefiederte Laubblätter auf, die allmählich in Phyllodien übergehen. Bei jungen Pflanzen, welche schon eine gröfsere Anzahl von Phyllodien hervorgebracht hatten, und die durch Kultur in

Fig. 105. Acacia verticillata. Junge Pflanze, welche, nachdem sie schon zur Bildung der nadelförmigen „Phyllodien“ übergegangen war, an einigen Zweigen die doppeltgefiederten Blätter der Jugendform hervorgebracht hat.

trockenem Raum geschwächt worden waren, traten Rückschlagssprosse mit Laubblättern auf (Fig. 105). Einige neuseeländische Veronicaarten und eine Myrtacee, Melaleuca micromera, haben als xerophile Pflanzen einen Habitus angenommen, der dem mancher Coniferen (Cupressineen), mit der Sprofsachse anliegenden, schuppenförmigen Blättern, durchaus gleicht. Die Primärblätter sind, soweit bekannt, gewöhnlich abstehende, gestielte, flache Blätter, denen anderer Veronica-, resp. Melaleucaarten entsprechend. Bei Kultur in feuchtem Raume, aber offenbar auch unter anderen ungünstig einwirkenden Umständen treten auch späterhin wieder Primärblätter auf (vergl. Fig. 106).

Bei Kakteen treten Rückschlagssprosse nicht selten auf. Die Ursache des Auftretens derselben ist aber experimentell noch nicht untersucht worden (betr. Phyllocactus vergl. oben).

Dasselbe gilt für manche anderen Pflanzen. Wir können meist feststellen, dafs die Rückschlagssprosse an bestimmten Stellen, und zwar nahe der Basis der Pflanze, hervortreten. So findet man z. B. bei Eucalyptus in Italien zahlreiche Jugendsprosse im unteren Teile älterer Pflanzen auftreten (oft bis mehrere Meter am Stamme hinauf). Analoges ist bei Cupressineen (alten Exemplaren von Callitris), Colletia cruciata [1]) u. a. beobachtet worden. Nach der oben entwickelten Anschauung ist das Auftreten der Rückschlagssprosse an der Basis insofern verständlich, als sie einerseits hier am wenigsten von der anderen Sprofsform beeinträchtigt werden können, andererseits die Basis von der Keimung her am ehesten den Charakter der Jugendform beibehalten kann.

Fig. 106. Veronica lycopodioides. Im unteren Teil des Sprosses sind die für diese Veronicaart charakteristischen schuppenförmigen, ungeteilten Blätter, oben die viel gröfseren, fiederschnittigen, abstehenden, gestielten „Rückschlagsblätter“.

Mit den genannten Thatsachen stimmt überein, dafs bei jungen Cupressineenpflanzen

[1]) Vgl. die Abbildung in „Pflanzenbiologische Schilderungen“ I Fig. 8.

Schädigungen, veranlafst durch Frost, Parasiten, zufällige Wurzelverwundungen etc., Anlafs geben zur Entstehung von Zweigen, welche den Charakter der Jugendform haben[1]), während sie bei normalen Pflanzen den der Folgeform angenommen haben würden. Dafs gerade an der Basis mancher Pflanzen die Rückschlagssprosse leicht auftreten, könnte man in teleologischer Beziehung damit in Zusammenhang bringen, dafs die hier sich entwickelnden Sprosse sich unter ähnlichen äufseren Bedingungen finden wie die Keimpflanzen, die ja auch dem Boden entsprieſsen. Die oben mitgeteilten Thatsachen zeigen aber, dafs bei der Rückkehr zur Jugendform die Zweckmäfsigkeit nicht als ausschlaggebender Faktor betrachtet werden kann; es ist eine Anzahl von Pflanzen bei Eintritt bestimmter äufserer Bedingungen mit dieser Fähigkeit ausgerüstet, sie reagieren darauf in ähnlicher Weise wie Myriophyllum auf die Nahrungsentziehung durch Bildung von Winterknospen[2]), Reaktionen, die zweckmäfsig sein können, aber es nicht immer zu sein brauchen.

Abschlufs der Entwicklung.

Die Besprechung der auf die Jugendstadien folgenden Gestaltungsverhältnisse wird Aufgabe des speciellen Teiles sein. Hier sei nur noch kurz auf die Frage hingewiesen, wie weit wir bei Pflanzen von Alterserscheinungen reden können. Die Bildung der Fortpflanzungsorgane, speciell der Sexualorgane, stellt einen Höhepunkt der Entwicklung dar, sie bedingt in vielen Fällen den Abschlufs der vegetativen Entwicklung, in anderen nicht. Die der Bildung der Fortpflanzungsorgane vorangehenden Gestaltungsveränderungen, z. B. das Auftreten der Hochblätter in der Blütenregion, kann man als Alterserscheinung nicht bezeichnen. Wo vegetative Sprosse eine begrenzte Entwicklung besitzen, sind meist Korrelationserscheinungen mit im Spiel. Auch wo solche nicht nachgewiesen sind, wie z. B. bei Schistostega, bei deren stets unverzweigten vegetativen Sprossen die Endknospe nach einiger Zeit ihre Thätigkeit einstellt und vertrocknet, sind Korrelationen doch wahrscheinlich beteiligt. Bei den Pflanzen, welche mehrmals hintereinander Fortpflanzungsorgane erzeugen können, bedingt schliefslich die fortschreitende Vergröfserung des vegetativen Gerüstes, wie oben erwähnt, „Alters"-erscheinungen und schliefslich den Tod. Den umgekehrten Fall haben wir bei einer Kaktee, Melocactus. Hier bildet sich, wenn die Pflanze eine gewisse Gröfse erreicht hat, an der Spitze ein „Schopf", eigentlich eine Jahre hindurch fortwachsende Inflorescenz, während die vegetativen Teile sich weder verzweigen, noch auch wahrscheinlich erheblich an Volumen zunehmen. Hier stellt die dauernde Vergröfserung der blütentragenden Region der Pflanze schliefslich offenbar das „atrium mortis" dar, da sie mit zunehmender Gröfse den Schopf auch Beschädigungen immer mehr aussetzt, das vegetative Sprofsvermögen aber ein geringes ist und später wohl ganz aufhört.

[1]) Beyerinck, Botan. Zeitung 1890 p. 539.
[2]) Pflanzenbiologische Schilderungen II. Teil p. 360.

Vierter Abschnitt.

Mifsbildungen und ihre Bedeutung für die Organographie.

Mifsbildungen haben in der botanischen Litteratur seit langer Zeit eine grofse Rolle gespielt. Einerseits erregt ja jede Abweichung von dem, was wir als feste und deshalb *scheinbar* selbstverständliche Norm zu betrachten gewöhnt sind, unser Interesse[1]), andererseits versuchte man, durch das Studium der Mifsbildungen eine tiefere Einsicht in die Homologie der Organe, namentlich die der Fortpflanzungsorgane der höheren Pflanzen zu erhalten. Unzweifelhaft ist die Untersuchung von Mifsbildungen in dieser Beziehung von Bedeutung gewesen: die Umwandlung von Staubblattanlagen in Blumenblätter, wie sie in gefüllten Blüten häufig auftritt, führte zuerst zur Erkenntnis der „Blatt"natur der Staubblätter. Später, unter der Herrschaft der Descendenztheorie, schien die Bedeutung mancher Mifsbildungen namentlich denen besonders wichtig, welche darin *Rückschläge* auf ursprünglichere Gestaltungsverhältnisse zu sehen glaubten.

Zunächst fragt sich, was man als eine Mifsbildung zu bezeichnen hat. Eine scharfe Definition dafür läfst sich nicht geben, es läfst sich nicht fest bestimmen, wo das Normale aufhört, das Abnorme anfängt. Denn das „Normale" selbst ist keine festbestimmte, sondern eine variable Gröfse. Nehmen wir ein bestimmtes Beispiel. Anemone Hepatica hat an ihren Blüten meist sechs Perigonblätter, aber die Zahl schwankt. Bei 75 aufs Geratewohl herausgegriffenen Blüten fanden sich folgende Zahlen für die Perigonblätter: 35 hatten 6, 29 7, 10 8, 1 9, und in vier der untersuchten Blüten waren Mittelbildungen zwischen Perigonblättern und Staubblättern vorhanden, welche darauf hindeuten, dafs die Überzahl von Perigonblättern zu stande kommt durch mehr oder minder frühzeitige Umwandlung von Staubblattanlagen in Blumenblätter. Da die Zahl der Staubblätter hier aber eine sehr grofse ist, so ist die Funktion des Staubblattapparates noch nicht gestört. Von diesen Blüten sind die ganz gefüllten Formen, bei denen *alle* Staubblätter umgebildet

[1]) Man kann es täglich erleben, dafs Leute, die für die normale Organbildung der Pflanzen nicht das mindeste Interesse haben, einem Mifsbildungen bringen, weil diese besonders „interessant" seien!

sind, nur graduell verschieden. Die letzteren aber wird man als Mifsbildung bezeichnen müssen, weil hier eine starke Ablenkung von der normalen Entwicklung und in Verbindung damit auch eine Funktionsstörung eingetreten ist.

So definiert z. B. Darwin[1]): „Unter einer Mifsbildung versteht man nach meiner Meinung irgend eine beträchtliche Abweichung der Struktur, welche der Art meistens nachteilig oder doch nicht nützlich ist.“ — Moquin Tandon, der Verfasser eines der besten Bücher über Mifsbildungen im Pflanzenreich[2]), sagt (a. a. O. pag. 18): „L'anomalie est toute modification extraordinaire dans la formation ou le développement des organes, indépendamment de toute influence sur la santé.“ Es ist aber ganz unmöglich, Mifsbildungen und Krankheitserscheinungen auseinander zu halten, von Krankheit sprechen wir eben meist dann, wenn wir die Ursache der Mifsbildung kennen; die durch Chermes Abietis, eine Laus, verursachten Mifsbildungen der Fichtenknospen z. B. sind eine entschiedene Mifsbildung, zugleich aber auch eine krankhafte Erscheinung, welche auf die Gesundheit des Baumes aber nur dann von nachteiligem Einfluſs ist, wenn sie in gröfserer Anzahl auftritt. Und ebenso kann es keinem Zweifel unterliegen, dafs die Vergrünungen der Blüten, diese Lieblingsdomäne der Teratologen, krankhafte Erscheinungen, Mifsgeburten sind, deren Entstehungsursachen wir aber in den allermeisten Fällen nicht kennen.

Was bei der einen Pflanze das Normale ist, werden wir bei einer anderen als anormal zu bezeichnen oft nicht anstehen. Bei Vicia Faba kommt es gelegentlich vor, dafs die Blätter fehlschlagen, die Stipulae aber (und zwar, wie ich gezeigt habe, infolge dieses Fehlschlagens) sich sehr stark entwickeln. Kein Zweifel, dafs das eine Mifsbildung ist. Sie ist aber der normale Zustand bei Lathyrus aphaca, einer anderen Papilionacee, bei welcher die fehlgeschlagenen Laubblätter im oberen Stengelteil zu Ranken umgebildet sind. Gelegentlich beobachtet man aber auch hier Pflanzen, die statt der verkümmerten ausgebildete Laubblätter besitzen („Lathyrus aphaca unifoliatus“). Es ist die letztgenannte Erscheinung gewifs als eine Rückschlagsbildung zu bezeichnen, die aber, wenn man von unserem heutigen, „normalen“ Lathyrus aphaca ausgeht, ebenso eine Mifsbildung ist, wie z. B. die Ausbildung von Ährchen auf den sterilen, zu Borsten umgebildeten Zweigen von Panicum italicum[3]). Eine Mifsbildung ist es ferner, wenn bei manchen Gräsern, namentlich Poaarten, unter Verkümmerung der Blüten die Ährchenachse zu einem vegetativen Sprofs auswächst, der sich von der Mutterpflanze späterhin ablöst. Wenn sich aber, wie dies bei Poa alpina und Poa bulbosa der Fall ist, Rassen gebildet haben, bei welchen diese Mifsbildung erblich ist, so ist sie bei ihnen zum normalen Zustand geworden, der im Dienste der Fortpflanzung steht.

Diese Beispiele werden genügen, um zu zeigen, dafs eine allgemein gültige Definition des Begriffs „Mifsbildung“ nicht möglich ist. Am besten charakterisierbar sind, wie erwähnt, diejenigen, bei denen ganz bedeutende Änderungen der Organe vor sich gehen. Auch wenn wir ganz absehen von den Spaltungen, Verwachsungen, Auftreten in erhöhter Zahl, so finden wir, dafs namentlich sehr häufig eine Funktionsänderung

---

[1]) Entstehung der Arten. Deutsche Übersetzung. 6. Aufl. p. 63.

[2]) Eléments de tératologie végétale. Paris 1841.

[3]) Das Vorkommen von „Panicum italicum setis inflorescentiae spiculiferis“ ist öfters beschrieben worden. Man vgl. A. Braun, Monatsber. d. Berl. Akad. 1875 p. 258.

(die bis zur Vernichtung der normalen Funktion gehen kann) und damit verbunden eine Gestaltsänderung auftritt. Staubblätter werden zu Blumenblättern oder zu Fruchtblättern oder zu Gebilden, die teils Frucht-, teils Staubblätter sind. Diese Umbildungen haben für die Metamorphosenlehre natürlich ein ganz besonderes Interesse.

§ 1.

Bedeutung der Mifsbildungen für die Organographie.

Wenn nun Mifsbildungen überhaupt zu irgend welchen morphologischen Schlüssen Verwendung finden sollen, so darf diese Umbildung keine regellose sein. In der That sehen wir, dafs niemals sich ein Blatt in einen Sprofs oder eine Wurzel umwandelt (oder umgekehrt), obwohl bei der normalen Organbildung von Utricularia die Grenze zwischen Sprofs und Blatt ganz verwischt wird. Diese Erscheinung ist deshalb von Wichtigkeit, weil sie uns zeigt, dafs, sobald ein Organ einmal angelegt ist, seiner Entwicklung damit auch bestimmte Grenzen gezogen sind [1]). Der Höcker, der zu einem Seitensprofs sich entwickelt, sieht äufserlich oft ganz so aus wie der, welcher eine Blattanlage darstellt: beide müssen aber innerlich verschieden sein, sonst wäre nicht verständlich, warum bei so gründlichen Störungen, wie sie bei manchen Blütenmifsbildungen auftreten, nicht auch solche Umwandlungen vorkommen sollten. Thatsächlich hat man auch aus derartigen Mifsbildungen frühe schon geschlossen, dafs Blumenblätter, Staubblätter und Fruchtblätter „Blätter" seien, so sehr sie von den Laubblättern in ihrer äufseren Gestaltung auch oft abweichen. Wenn wir die normale Entwicklungsgeschichte eines Pflanzenorganes kennen, so läfst sich vielfach schon aus dem fertigen Zustand erkennen, auf welchem Entwicklungsstadium die Ablenkung von der normalen Entwicklung auftrat. Überhaupt ist festzuhalten, dafs eine Mifsbildung nur auf Grund der Kenntnis der normalen Entwicklung verstanden werden kann. Bei den Sporophyllen in den Blüten, den Staubblättern und Fruchtblättern macht sich die Störung in einer Hemmung der Sporangien (der Pollensäcke und Samenanlagen) geltend, und vielfach kommen dieselben überhaupt nicht mehr zur Ausbildung. Derartige Fälle hat man dann häufig benutzt, um Aufschlufs zu gewinnen über die „morphologische Natur" der Staubblätter, ein Bestreben, das um so verkehrter war, als diese Mifsbildungen sich deutlich als krankhafte Störungen der normalen Entwicklung zu erkennen geben. Es findet dabei, je mehr die normale Entwicklung gestört ist, desto leichter ein Ersatz der Sporangien durch vegetative Organe statt. Eine Umwandlung der ersteren in letztere ist nicht vorhanden, und auch die Zwischenstufen zwischen dem normalen und dem abnormen Zustand beweisen eine solche Umwandlung nicht, sondern zeigen nur, dafs die Störung in verschieden hohem Grade eintreten kann. Die morphologische Bedeutung der Staubblätter ergiebt sich aus der Entwicklungsgeschichte und dem Vergleiche mit den Gefäfskryptogamen. Dieser zeigt, dafs die Staubblätter Sporophylle sind, welche, ebenso wie die andern Sporophylle, aus der Umbildung einer Laubblattanlage hervorgegangen sind [2]).

[1]) Vgl. p. 5.

[2]) Die folgenden Ausführungen entnehme ich der Hauptsache nach meiner „Vergl. Entwicklungsgeschichte", da ich sie auch jetzt noch für zutreffend halte.

Die vollständigst mifsbildeten Staubblätter sind nun solche, bei denen die Pollensäcke (Sporangien) gar nicht mehr zur Ausbildung gelangen, ähnlich wie dies auch bei vergrünten Sporophyllen von Farnen der Fall ist (vgl. unten). Es erscheinen dann die Staubblätter entweder als Laubblätter oder als Blumenblätter, letzteres dann, wenn auf die Staubblattanlage vor Anlage der Pollensäcke (Sporangien) die Faktoren einwirken, welche eine Laubblattanlage veranlassen, sich zum Blumenblatt auszubilden. In Mittelfällen erscheinen dann die Pollensäcke mehr oder minder vollständig ausgebildet, meist aber verzerrt. Besonderes Gewicht hat man solchen Staubblattmifsbildungen beigelegt, welche ein „vierflügeliges" Blatt darstellen, d. h. ein solches, bei welchem längs des Mittelnervs je zwei Lamellen entspringen. Es unterliegt aber keiner Schwierigkeit, diese Erscheinung aus der normalen Entwicklungsgeschichte des Staubblattes zu erklären. Ein junges Staubblatt stellt vor dem Auftreten der Anlagen des sporenerzeugenden Gewebes einen vierkantigen Körper dar, in dessen vier Kanten sich dann die Anlage je eines Sporangiums (das Archespor) differenziert. Die vier Kanten wachsen nun in „vergrünten" Staubblättern zu kleinen Blättchen aus, eine Wachstumserscheinung, die dem gewöhnlichen Zustand gegenüber eine durchaus abnorme ist, die sich aber in ähnlicher Weise gelegentlich auch bei vegetativen Blättern findet. Nichts wäre verfehlter, als jene Blättchen für Umwandlungsprodukte der Pollensäcke zu halten — diese haben sich gar nicht ausgebildet, oder es findet sich ein sehr reduziertes pollenerzeugendes Gewebe. Was also hier zu einem Laubblatt oder Laubblattteil sich gestaltet, sind nicht die Pollensäcke, sondern Teile des Sporophylls. Daraus ergiebt sich, dafs wir es mit einer Rückschlagsbildung hier nicht zu thun haben können, ebensowenig als dann, wenn die Staubblattanlage zum einfachen Laub- oder Blumenblatt sich umbildet. Es hätte deshalb keinen Wert, die Hypothesen, die auf diese Abnormitäten gebaut wurden, anzuführen. Denn die Erfahrung zeigt, dafs nicht diese Hypothesen, sondern die Entwicklungsgeschichte uns über die Gestaltungsverhältnisse der Staubblätter Aufschlufs gegeben haben. Dem unbefangenen Blicke kann nicht zweifelhaft sein, dafs das Staubblatt einer Angiosperme homolog ist mit dem der Gymnospermen — die Mifsbildungstheorieen, die für die Angiospermen aufgestellt wurden, können aber, wie hier nicht weiter ausgeführt werden kann, auf die Gymnospermen keine Anwendung finden. — Hier sei mit Bezug auf die vergrünten Staubblätter nur noch darauf aufmerksam gemacht, dafs selbstverständlich die Möglichkeit der Umwandlung der Staubblattanlage in eine einfache grüne oder blumenblattähnliche Blattspreite bei denjenigen Pflanzen länger vorhanden sein mufs, bei welchen die Pollenmutterzellen sich erst auf einem relativ späten Entwicklungsstadium des Staubblattes ausbilden, als bei denjenigen, welche das Archespor schon relativ früh anlegen. Es kommt also bei der Umwandlung von Staubblattanlagen in Betracht erstens die Entwicklungsstufe, auf welcher die Staubblattanlage steht zur Zeit, wo sie den Antrieb zur Umwandlung — wenn dieser Ausdruck gestattet ist — erhält, und auf die Gröfse dieses Antriebs. Je nach dem Auftreten dieser Faktoren erhalten wir ein einfaches oder „vierflügeliges" Laub- oder Blumenblatt oder ein solches mit mehr oder weniger mifsgebildeten, in ihrer Insertion verzerrten Pollensäcken.

In noch höherem Grade als die vergrünten Staubblätter haben die vergrünten Samenanlagen Anlafs zu morphologischen Hypothesen ge-

geben. Die Thatsachen sind kurz folgende. Namentlich an kultivierten Pflanzen findet man nicht selten krankhaft veränderte Blüten, bei welchen ein Teil der Blattorgane der Blüte oder alle laubblattähnlich ausgebildet sind. So z. B. bei Aquilegia vulgaris, Reseda odorata, Alliaria officinalis u. a. Der Grund zu dieser „Vergrünung" ist meistens unbekannt, in einigen Fällen ist sie, wie Peyritsch experimentell nachgewiesen hat, durch Insekten veranlafst, in andern dürfen wir wohl annehmen, dafs durch Ernährungsverhältnisse die sexuelle Potenz geschwächt, die vegetative gesteigert ist. In diesen vergrünten Blüten sind nun namentlich auch die Fruchtknoten mehr oder weniger verändert, man findet sie entweder nur vergröfsert, aufgeblasen oder an Stelle jedes Fruchtblattes ein Laubblatt, wie dies z. B. bei Trifolium repens und in andern Fällen (z. B. bei gefüllten Kirschenblüten) nicht selten ist. An so vollständig „vergrünten" Fruchtblättern findet man nun meist gar keine Samenanlagen mehr, die Bildung derselben ist vollständig unterblieben. Bei Alliaria officinalis z. B. findet man auf der vollständigsten Vergrünungsstufe Kelchblätter, Staubblätter und Fruchtblätter vollständig in Laubblätter mit Knospen und Sprossen in den Achseln umgewandelt, an den Fruchtblättern keine Spur von Samenanlagen mehr. Es hat sich eben, schon ehe die letzteren angelegt waren, der Einfluſs geltend gemacht, welcher die Blattanlagen der Blütenknospen zur Vergrünung veranlasste. In andern Fällen minder vollständiger Vergrünung aber findet man im Fruchtknoten Bildungen, die offenbar aus abnormer Entwicklung der Samenanlagen hervorgegangen sind. Und zwar treten eine ganze Anzahl verschiedener Mifsbildungsformen der Samenanlagen auf. Die letzteren bestehen im normalen Zustand bekanntlich aus einem inneren Gewebekörper, dem Nucellus, welcher den wichtigsten Teil der Samenanlage, den Embryosack, enthält und von einer oder zwei Hüllen, den Integumenten, umgeben ist, und dem Stiele oder funiculus, mittelst dessen die Samenanlage der Placenta aufsitzt. Die wichtigste Frage ist nun die, wie verhalten sich die einzelnen Teile der Samenanlage in dem Vergrünungsprozefs? Hier ist zu konstatieren, dafs in allen Fällen die Vergrünung begleitet wird von einer Verkümmerung des Nucellus, also desjenigen Teiles, welcher überhaupt das Charakteristicum der Samenanlage ist, und das ausmacht, was sie von einer beliebigen ähnlichen Gestaltung unterscheidet. Dagegen erfahren die Integumente und oft auch der Funiculus eine vegetative Ausbildung, es können aus ihnen blättchenartige Gebilde hervorgehen.

Vor allem ist hervorzuheben, dafs die Samenanlagen auf verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung der Vergrünung unterliegen können, woraus dann natürlich auch verschiedene Vergrünungsstufen resultieren. In Fig. 107, *1* ist eine Samenanlage abgebildet, welche beide Integumente schon angelegt hatte. Das Innere (*Ji*), welches den Nucellus umschliefst, ist nur wenig verändert, dagegen entspringt es scheinbar auf einem Stiele aus dem kahnförmig gewordenen äufseren Integument, wie dies der schematische Längsschnitt (Fig. 107, *2*) einer weniger tief veränderten Vergrünung zeigt. Dafs die Vergrünung hier das äufsere Integument ergreift, erklärt sich daraus, dafs es (wie bei der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle) später angelegt wird als das innere. Und dafs der vom innern Integument umschlossene Nucellus, welcher wie die Entwicklung der normalen Samenanlage zeigt, stets terminal an derselben ist, zur Seite gedrängt erscheint und in der Fig. 107, *2* scheinbar aus der Fläche des geöffneten äufseren Integuments

entspringt, kann uns ebenfalls nicht Wunder nehmen, denn wir wissen, dafs ein ähnlicher Vorgang vielfach auch in der normalen Samenanlagenentwicklung eintritt, indem auch hier bei Samenknospen mit massig entwickeltem Integument die vom Nucellus gebildete Spitze der Samenknospe scheinbar zur Seite gedrängt wird, so dafs der Nucellus seitlich aufserhalb der von der Integumentanlage gebildeten Spitze der Samenanlage hervorzukommen scheint. In Fig. 107, *3* ist die Samenanlage zu einem Blättchen geworden, welches, wie oben erwähnt, den Nucellus auf einer Fläche trägt. Das äufsere Integument war hier beim Eintreten der Vergrünung noch nicht angelegt, das innere vielleicht eben erst angedeutet, der Funiculus hat sich ebenfalls blattartig ausgebildet, und der Nucellus ist, indem der unterhalb desselben befindliche Teil der Samenanlage als Blättchen über ihn hinauswuchs, in seitliche Stellung geraten. In Fig. 107, *4* endlich ist ein Fall abgebildet, wo äufseres und inneres Integument bereits angelegt waren, der untere Teil der Samenanlage aber sich blattartig ausgebildet hat und über das äufsere Integument hinausgewachsen ist. Endlich finden wir häufig auch die Samenanlage

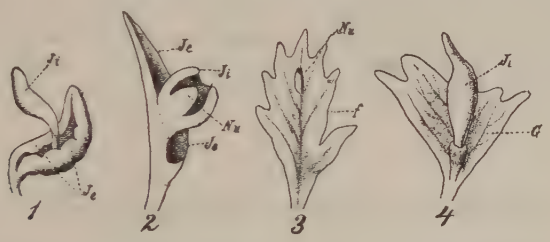


Fig. 107. Vergrünte Samenanlagen: *1—3* von Hesperis matronalis nach Celakowsky; *1* mit beiden Integumenten (*Ji* inneres, *Je* äufseres); *2* schematischer Längsschnitt eines ähnlichen Stadiums (*Nu* Nucellus); *3* Samenanlage, die vor Anlage des äufseren Integuments vergrünt ist, *Nu* der verkümmerte Nucellus, *f* „Ovularblättchen"; *4* vergrünte Samenanlage von Alliaria officinalis nach Velenowsky, äufseres und inneres Integument vorhanden; *G* die „Funicularspreite".

ersetzt durch ein einfaches Blättchen, d. h. die Vergrünung ist eingetreten zu einer Zeit, wo weder Integumente, noch Nucellus (resp. Archespor) angelegt waren. Schon dies Endresultat hätte zeigen können, wie wenig berechtigt es ist, die Vergrünungen als Rückschlagsbildungen aufzufassen: das Endresultat ist ein einfaches Blättchen, und es wäre absurd, dies als die primitivste phylogenetische Entwicklungsstufe aufzufassen, ebensowenig als man dies thun kann, wenn der charakteristisch gestaltete sporangientragende Blattteil einer Aneimia beim Unterbleiben der Sporangienbildung als vegetatives Blatt sich ausbildet; die Fortpflanzungsorgane, auf deren Entstehung und Entwicklung es uns in beiden Fällen ankommt, fehlen eben ganz, und in Verbindung und gewiss in kausaler Verknüpfung damit treten dann bestimmte vegetative Erscheinungen auf. Weil eine Integumentanlage zu einem Blättchen wird, braucht es aber ebensowenig je ein solches gewesen zu sein, als die Zellgruppe in der Achsel dieses Integumentes, die sich bei Vergrünungen häufig an einem Sprofs entwickelt, jemals ein Sprofs gewesen ist. Der einzige Schlufs, den man aus den Vergrünungen ziehen könnte, wäre der, dafs die Integumente aus Fruchtblattsubstanz gebildet sind, resp. Wucherungen des Fruchtblattes darstellen, die einer vegetativen Entwicklung

um so mehr fähig sind, je mehr die Fortpflanzungsorgane (der Nucellus) in ihrer Entwicklung gehemmt sind.

Aus dem Gesagten ergiebt sich nun ohne weiteres, dafs wir in den vergrünten Samenanlagen verkrüppelte, krankhaft veränderte Bildungen zu sehen haben. Wir können es also nur als einen Irrtum betrachten, wenn man derartige Mifsbildungen als Rückschlagsbildungen auffassen will und uns darüber wundern, dafs die Behauptung aufgestellt werden konnte, ein Blättchen, auf dem der verkümmerte Nucellus sitzt (unter welcher Form zuweilen die vergrünten Samenanlagen auftreten, so in Fig. 107), sei genau homolog mit einem ein Sporangium, resp. einen Sorus tragenden Fiederblättchen eines Farn. Als ob ein verkümmertes, in den bis jetzt bekannten Fällen auch nicht einmal einen Embryosack zeigendes Höckerchen mit einem Sporangium auch im entferntesten etwas zu schaffen hätte! Doch es würde zu weit führen, den Irrwegen der Mifsbildungs-Logik hier noch weiter zu folgen; eine lohnendere Aufgabe ist es, dem Zustandekommen der Mifsbildungen nachzugehen und die Ursachen zu ermitteln, welche die Ablenkung von der normalen Entwicklung bedingen, eine Frage, die um so wichtiger ist, als ihre Lösung auch auf die grofsen Probleme der organischen Gestaltbildung überhaupt Licht werfen kann. Namentlich aber ist das Studium der Mifsbildungen, wie DE VRIES' Untersuchungen zeigen, von grofser Bedeutung für die Lehre von der Vererbung und Variation.

§ 2.

Wodurch entstehen Mifsbildungen?[1])

Die Beantwortung dieser Frage stöfst zunächst auf eine ernstliche Schwierigkeit. Einerseits nämlich sehen wir, dafs durch bestimmte äufsere Eingriffe Mifsbildungen hervorgerufen werden können, andererseits häufen sich die Beispiele dafür, dafs Mifsbildungen erblich sind, also aus inneren, uns unbekannten Ursachen hervorgehen[2]).

Beispiele für die zuletzt angeführte Thatsache sind teilweise schon längst bekannt. Jedermann weifs, dafs die „Füllung" der Blüten durch Samen übertragbar ist, ebenso die merkwürdige Pelorienbildung mancher Pflanzen. GODRON fand z. B. die Pelorien von Corydalis solida durch fünf Generationen hindurch vererbt. Weitere Beispiele bei DARWIN, Variation of animals and plants. Ebenso verhält sich Celosia cristata, der bekannte „Hahnenkamm". Bei den von mir untersuchten Pflanzen war im Gegensatze zu den Angaben anderer Autoren die Vererbung der Fasciation eine absolute. Selbst als ich die Pflanzen in sterilem Sande kultivierte, bildeten sie noch Fasciationen — auch in zweiter Generation — aus.

A. Eine wenigstens teilweise Vererbbarkeit läfst sich wohl für alle spontan auftretenden, d. h. nicht durch äufsere Faktoren veranlafsten Mifsbildungen annehmen[3]).

[1]) Vgl. des Verf. Abhandlung „Teratology in modern botany". Science progress 1896.

[2]) Auch wo äufsere Ursachen die Mifsbildungen hervorrufen, handelt es sich übrigens, wie unten zu zeigen sein wird, vielfach nur um ein Zutagetreten latenter Anlagen.

[3]) Für die mit abnormen Blattbildungen versehenen Farne geben einige Autoren ein merkwürdiges Verhalten an: „Spores gathered from an abnormal portion of frond can reproduce this abnormality whilst spores from a normal portion of the same frond can produce normal plants" (Lowe, fern growing p. 26). Von andern wird dies bestritten.

Indes ist dieselbe eine sehr verschiedene, die Keimpflanzen von Acer striatum mit panachirten Blättern ergaben z. B. nur bei $^1/_3$ der Exemplare Vererbung der Panachierung[1]). In neuerer Zeit haben namentlich die Untersuchungen von DE VRIES für die Vererbbarkeit von Mifsbildungen zahlreiche Belege geliefert.

Es scheint die Vererbung von Mifsbildungen teilweise an besondere äufsere Bedingungen geknüpft zu sein, und zwar an andere als die normale Organbildung.

Bei den „viviparen" Poaarten (und einer Anzahl anderer Gräser) ist die Blüten- und Samenbildung in den Ährchen mehr oder weniger stark reduziert und ersetzt dadurch, dafs die Ährchenachse zu einem — später sich ablösenden — beblätterten Sprofs auswächst. Die aus diesen Sprossen entstandenen Pflanzen wiederholen die „Mifsbildung", welche hier aber der Pflanze sehr nützlich ist, da sie in Ermanglung der Samenbildung die Fortpflanzung stört: aber nicht unter allen Umständen; wenigstens hat HUNGER[2]) beobachtet, dafs bei Topfkultur die vegetative Sprossung unterblieb. Indes dürfte dies nur dann der Fall sein, wenn die Topfpflanzen unter ungünstigen Wachstumsbedingungen gezogen werden. Die vivipare Poa alpina, welche ich seit 4 Jahren als Topfpflanze ziehe, hat wenigstens seit dieser Zeit immer noch die vegetative Sprossung gezeigt. Indes stimmt die HUNGERsche Beobachtung ganz überein mit den für die Rückkehr zur Jugendform oben angeführten Thatsachen (vgl. p. 194 ff.). Die Blütenbildung ist als das phylogenetisch Ältere, die Sprossung als etwas später Erworbenes zu betrachten, beide „Tendenzen" sind offenbar an verschiedene äufsere Bedingungen geknüpft, die nur blütenbildende Pflanze ist also ein „Rückschlag" zum ursprünglichen Verhalten. Solche Rückschläge finden sich auch sonst noch, und von besonderem Interesse ist, dafs sie (ähnlich wie die im vorigen Kapitel behandelten Rückschläge zur Jugendform) offenbar dann eintreten, wenn die Vegetation der abnorm veränderten Pflanze unter für sie weniger günstigen Verhältnissen vor sich geht. So erwähnt LOWE[3]), dafs Pflanzen von Polyp. vulgare und Scolopendrium vulgare, welche die als „cambricum" und „crispum" bekannte abweichende Blattform besafsen, in schlechten Boden ausgepflanzt, nach wenig Jahren zur normalen Form zurückkehrten, damit aber die Möglichkeit, die Mifsbildung[4]) hervorzubringen, nicht verloren hatten. Bei anderen Exemplaren aber ist dies offenbar nicht der Fall, sie behalten auch im üppigsten Boden ihre normale Form, die üppige Ernährung wirkt für das Auftreten der Mifsbildung nicht als verursachender, sondern lediglich als auslösender Faktor. (Betreffs der gefüllten Blüten vgl. die Angaben in Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsheims Jahrb. XVII. Bd.)

Im folgenden seien einige Beispiele für die Vererbbarkeit von Mifsbildungen im einzelnen angeführt.

---

[1]) Vgl. über diesen und andere Fälle: GODRON, Des races végétales qui doivent leur origine à une monstruosité. Nancy 1873 (Extrait des Mémoires de l'Académie de STANISLAUS pour 1873).

[2]) HUNGER, Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben. Dissertation. Rostock 1887.

[3]) a. a. O. p. 30.

[4]) Als Mifsbildungen sind sie schon deshalb zu bezeichnen, weil sie gewöhnlich steril sind. — Betreffs des Auftretens normaler Rückschlagssprosse bei abnormen Kakteen vgl. z. B. die Abbildung S. I Fig. 5.

1. Fasciationen[1]). Bei acht Pflanzen konnte DE VRIES die Erblichkeit der Fasciation konstatieren. Allerdings war dieselbe niemals eine absolute, so dafs alle Individuen dieselbe gezeigt hätten, aber die Thatsache der Vererbung selbst trat doch deutlich genug hervor. Als Beispiel sei Crepis biennis angeführt, bei der die Fasciation schon an den Wurzelrosetten auftrat:

in der	zweiten	Generation	bei	3 %
„	dritten	„	„	40 %
„	vierten	„	„	30 %
„	fünften	„	„	24 %.

Gelegentlich kann auch eine Generation ganz übersprungen werden. So wurde der Samen von zwei fasciierten Blütenköpfen von Taraxacum officinale ausgesät, ergab aber im ersten Jahre nur normale Individuen, im zweiten Jahre aber traten an denselben Pflanzen 10 fasciierte Inflorescenzen auf, und in späteren Generationen traten ungefähr 30 % fasciierte Inflorescenzen auf. Offenbar sind äufsere Einflüsse von Bedeutung. Nur gut ernährte Exemplare von üppigem Wachstum zeigen die Fasciation[2]), was ganz mit den weiter unten zu erwähnenden Thatsachen übereinstimmt.

2. Zwangsdrehungen[3]). Unter Zwangsdrehungen verstand A. BRAUN die Drehungen, welche Stengel aufweisen können, veranlafst durch die Verwachsung der Blätter in eine wenig dehnbare Spirallinie. Es kommt dies als Abnormität bei Pflanzen mit normal wirtelig gestellten Blättern vor, diese gehen in eine Spiralstellung über, verwachsen an ihrer Basis und bilden so um den Stengel einen Panzer. Bei seiner Verlängerung mufs der Stengel so weit als möglich die Spirallinie aufrollen und dreht sich selbst in entgegengesetzter Richtung. DE VRIES konnte die Richtigkeit der BRAUNschen Auffassung der Zwangsdrehungen erweisen zunächst dadurch, dafs er sich reichliches Material heranzog. Bisher war man nur auf einzelne, zufällig im Freien gefundene Fälle angewiesen gewesen. Durch den Nachweis, dafs Zwangsdrehungen erblich sind, gelang es, zahlreiche Exemplare für die Untersuchung heranzuziehen und so das Zustandekommen der Mifsbildung festzustellen. Es zeigte sich dabei, dafs schwache Keimpflanzen geringere Aussicht auf schön ausgebildete Zwangsdrehungen geben als kräftige, gut gedüngte, bei denen auch andere Mifsbildungen (Vermehrung der Zahl der Kotyledonen, Fasciationen etc.) mit Vorliebe auftreten.

3. Erbliche Sterilität des Mais[4]). In einer Maiskultur traten vollständig sterile, ganz unverzweigte Pflanzen auf. Natürlich mufs hier, wenn Vererbbarkeit vorliegt, ein ganz ähnliches Verhältnis sich finden wie bei den gefüllt blühenden Pflanzen, die selbst steril sind, aber von einfach blühenden Exemplaren abstammen, welche die „Tendenz" haben, gefüllt blühende Nachkommen zu liefern. Es wurde eine beinahe sterile Pflanze, deren Kolben nur sehr kleine Körner trug, ausgewählt. 19 % der Nachkommen waren ganz steril, während die Nachkommen von anderen, kräftigen Exemplaren nur sehr wenig Fälle von Sterilität aufwiesen.

---

[1]) DE VRIES, Over de erfelijkheid der fasciatien. Botanisk Jaarboek Dodonaea 6. Jaarg. 1894 (avec un résumé en langue française). Ferner: Sur les courbes Galtoniennes des monstruosités. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique T. XXVII 1896.

[2]) Weniger gut ernährte geben also mehr Rückschläge auf die normale Form.

[3]) DE VRIES, Monographie der Zwangsdrehungen. Pringsh. Jahrb. XX. — Derselbe: Eine Methode, Zwangsdrehungen aufzusuchen. Ber. der D. botan. Gesellsch. XII.

[4]) DE VRIES, Steriele Mais als erfelijk ras. Bot. Jaarboek Dodonaea 1890 und: Over steriele Mais-Planten. Ibid. I 1889.

4. Im Anschlufs daran sei die Mifsbildung erwähnt, die bei Vitis vinifera vorkommt und als „Gabler" bezeichnet wird[1]). Sie besteht darin, dafs die Ranken zu vegetativen Sprossen werden, und im Zusammenhange damit die Blütenbildung ganz unterbleibt. Derartige Mifsbildungen kommen gelegentlich auch bei normalen Reben vorübergehend vor, bei den „echten Gablern" aber sind sie eine dauernde Rasseneigenschaft, die auch bei Stecklingen u. s. w. wiederkehrt. Über etwaige Vererbbarkeit durch Samen, analog dem vorhin besprochenen Falle, ist hier nichts bekannt.

5. Erblich erwies sich auch eine abnorme Form von Myosotis alpestris mit vielzähligen, teilweise durchwachsenden Blüten, über welche P. Magnus berichtet hat[2]).

Erwähnen wir endlich noch die Versuche von Heinricher[3]), welcher fand, dafs das Auftreten des zweiten Staubblattkreises bei Iris (welcher normal fehlt) vererbbar ist. Die Ausbildungsform der Glieder desselben ist freilich grofsen Schwankungen unterworfen. Bald zeigten sie sich als verkümmerte, bald als vollständig ausgebildete Staubblätter, bald waren es Staminodien mit oder ohne Pollensäcke, bald narbenartige Gebilde. Eine vollständige Fixierung, d. h. also die Zucht von Stöcken, welche nur atavistische Blüten trugen, gelang bis jetzt nicht. Von besonderem Interesse ist, dafs auch Blüten auftraten, bei denen der innere Perigonkreis ebenso ausgebildet war als der äufsere, also eine Blütenform sich fand, die von der gewöhnlichen weit abwich und vielleicht als eine Steigerung des Rückschlags betrachtet werden kann.

B. Andererseits haben wir auch eine Reihe von Fällen kennen gelernt, in welchen experimentelle Hervorrufung von Mifsbildungen gelang. Wir sehen dabei ab von den Erscheinungen, wie sie bestimmt werden durch Lichtmangel, Temperaturverhältnisse etc.

Besonders günstig für derartige Untersuchungen erwiesen sich niedere Pflanzen, namentlich Pilze; einige wenige Beispiele seien angeführt. Dematium pullulans, ein Pilz, der sonst gewöhnliche Hyphen oder hefeartige Sprossung zeigt, bildet, wenn er andauernd bei einer Temperatur von 30—31° C. kultiviert wird, eigentümliche Gebilde, seine Zellen teilen sich jetzt nämlich nach allen Richtungen des Raumes; es gehen aus ihnen Zellkörper hervor, deren Zellen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur dann wieder hefeartig aussprossen[4]). Einigermafsen analog sind die interessanten Mifsbildungen bei Basidiobolus ranarum, welche Raciborski neuerdings hervorgerufen hat[5]). Dieser Pilz besteht normal aus einkernigen, cylindrischen, zu Fäden aneinander gereihten Zellen; er läfst sich leicht kultivieren. Bei steigender Konzentration der Nährlösung werden die Zellen immer kürzer und nähern sich der Kugelform, ja die Wände erhalten statt einer queren immer häufiger einen schiefen Verlauf, was bei normalem Wachstum nie vorkommt.

Bringt man Kulturen in 10%ige Glycerinlösung und kultiviert sie bei höherer Temperatur (30° C.) so entstehen vielfach — nicht alle Zellen

[1]) E. Rathay, Über die in Nieder-Österreich als „Gabler" oder „Zweiwipfler" bekannten Reben. Klosterneuburg 1883.

[2]) Magnus, Teratologische Mitteilungen. Botan. Ver. d. Prov. Brandenburg 1882.

[3]) Versuche über die Vererbung der Rückschlagserscheinungen der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. XXIV.

[4]) Schostakowitsch, Über die Bedingungen der Konidienbildung bei Rufsthaupilzen. Flora 81. Bd. (Erg.-Bd. z. Jahrg. 1895) p. 376.

[5]) M. Raciborski, Über den Einfluls äufserer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora 82. Bd. p. 107. 1896.

reagieren gleich — Riesenzellen von 60 μ Durchmesser mit zahlreichen Kernen; zwischen einzelnen derselben treten noch zarte Wände auf. Hier handelt es sich offenbar um tiefgreifende Störungen des Wachstums, die Riesenzellen sind nicht mehr entwicklungsfähig, sie gehen zu Grunde. Andere Abnormitäten sollen hier nicht angeführt werden; erwähnt sei nur, dafs man Basidiobolus durch Kultur in 1 %igem Ammoniumsulfat oder 1 %igem Chlorammonium dazu zwingen kann, ein „Palmella-Stadium" zu bilden, wie es sonst bei keinem anderen Pilze bekannt ist: er isoliert sie in kugelförmige Zellen mit dicker Wand, die sich aus der alten Zellhülle befreien. Hier ist die Hemmung der Entwicklung offenbar nicht eine so weit gehende wie in dem oben betreffs der „Riesenzellen" beschriebenen Falle.

Ähnliche Erfahrungen wurden bei einigen Algen gewonnen: auch bei ihnen können durch die Beschaffenheit der Nährlösung, namentlich die Konzentration derselben, Mifsbildungen hervorgerufen werden, wenn dieselben auch nicht so weit gehen wie bei Basidiobolus. So fanden Chodat und Huber[1]), dafs bei Pediastrum Boryanum in konzentrierter Nährlösung die Bildung von Tochterkolonieen unterbleibt, und die Zellen zuweilen zu grofsen „Hypnocysten" werden, und bei anderen Süfswasseralgen sah Richter[2]) bei Kultur in Salzlösung gleichfalls Abnormitäten auftreten.

Gehen wir zu den Phanerogamen über, so möchte ich vor allem hier die Worte anführen, mit denen ein auf dem Gebiete der Ätiologie der Mifsbildungen sehr verdienter Forscher, Peyritsch, seine Abhandlung über die Ätiologie pelorischer Blütenbildungen[3]) einleitet. „Bei der Erforschung der Ätiologie von Pelorienbildungen und überhaupt von Bildungsabweichungen dürfen zwei Momente nicht aufser acht gelassen werden. Es ist dies das veranlassende Moment, das in vielen Fällen ein äufseres Agens sein dürfte, und dann ein inneres, nämlich die Prädisposition zur Entwicklung der Anomalie. Man kann sich durch vielfältige Erfahrung überzeugen, dafs nicht alle Individuen derselben Art und auch zu allen Zeiten gegen dieselbe äufsere Schädlichkeit in derselben Weise reagieren; nicht bei allen ist die Fähigkeit, abzuändern, in abnormen Formen aufzutreten, zu erkranken, in derselben Weise vorhanden." Es ist dies eine Erwägung, zu der auch die oben angeführten Versuche von de Vries führen, und die im Grunde für die Einwirkung aller äufseren Faktoren auf die Gestaltungsverhältnisse gilt, nur dafs es sich bei den Mifsbildungen um Prädispositionen handelt, die normal nicht zu Tage treten. Ob man Pelorien als Mifsbildungen oder als Rückschläge betrachten will, ist für unsere Frage hier gleichgültig. Zweifellos stellen diese wunderbaren Blütenformen einen primitiveren Blütentypus dar als die dorsiventralen („zygomorphen") Blüten, die für die betreffenden Pflanzen normal sind.

Was die Ätiologie der Pelorien anbelangt, so ist bekannt, dafs, wenn Gipfelblüten sich an Sprossen mit sonst dorsiventralen Blüten bilden, diese fast ausnahmslos Pelorien sind, dafs aber auch seitenständige Blüten sich als Pelorien entwickeln können. Der Einflufs der Lage auf die dorsiventrale, resp. radiäre Ausbildung ist hier also unverkennbar, der Versuch, ihn streng experimentell zu beweisen, aber kaum ausführbar;

[1]) Recherches expérimentales sur le Pediastrum Boryanum. Bull. de la société bot. suisse 1895.

[2]) Über die Anpassung der Süfswasseralgen an Kochsalzlösung. Flora 1892 p. 4 ff.

[3]) Denkschriften der k. k. Akad. in Wien 38. Bd. 1878.

denn wenn Hoffmann[1]) durch künstliche Senkrechtstellung von Blütenknospen von Achimenes grandiflora, Salvia Horminum, Gloxinia speciosa u. a. Pelorienbildung zu erreichen suchte, so mufste der negative Ausfall dieser Versuche von vornherein als selbstverständlich erscheinen. Zu der Zeit, wo man mit Blütenknospen, die dorsiventral angelegt sind, operieren kann, ist die Ausbildung derselben schon viel zu weit vorgeschritten, als dafs irgendwie wesentliche Änderungen sich erwarten liefsen. Die Hoffmannschen Kulturversuche sind überhaupt bei kritischer Prüfung kaum verwendbar, so zahlreich sie auch sind. Peyritsch hat in seiner citierten Schrift das veranlassende Moment der Pelorienbildung auf andere Weise zu ermitteln gesucht. Ausgehend von im Freien gemachten Beobachtungen, fragte er sich, ob das Auftreten von Pelorien nicht vielleicht durch einen Wechsel der Lebensbedingungen veranlafst sein könne? Versuche mit Galeobdolon luteum und Lamium maculatum weisen darauf hin, dafs dies in der That der Fall ist. Zwar lassen diese Versuche manche wichtige Frage noch unbeantwortet, indes möchte ich doch um so mehr das Resultat derselben erwähnen, als eine ausgedehnte Wiederholung dieser Versuche aufserordentlich erwünscht wäre.

Die genannten Labiaten wuchsen an ihren natürlichen Standorten im Schatten anderer Pflanzen. Werden diese (z. B. durch Abholzen von Waldstellen) entfernt, so trifft man vielfach Pelorien und in ihrer Begleitung andere Blütenanomalieen. Die Annahme lag also nahe, dafs die Steigerung der Lichtintensität die Ursache des Auftretens dieser Blütenmifsbildungen war. Der Versuch sprach deutlich für die Richtigkeit der Annahme, dafs in der That die Änderung der Lebensbedingungen die Pflanzen zu Variationen veranlafste. Es wurden dieselben an Standorte mit starker Insolation gepflanzt (der Kontrollversuch, die Stöcke zu teilen und einen Teil der Pflanzen an normalen, schattigen Standorten weiter zu kultivieren, scheint leider nicht gemacht worden zu sein). Einige Exemplare entwickelten gar keine Blüten, eines änderte die Blütezeit, und die Blüten traten an Sprossen auf, die normal keine Blüten ansetzten. Drei Exemplare brachten gipfelständige Pelorien hervor. Zwei blieben vorwiegend normal, aber bei einem erschien doch eine in den Zahlenverhältnissen der Blütenblätter abnorme Blüte. Im folgenden Jahre waren die abnormen Erscheinungen geringer, es scheint eine Gewöhnung an die neuen Lebensbedingungen eingetreten zu sein, wie dies ja auch sonst vorkommt: dafs dabei die Blütenbildung überhaupt eine verminderte war, erklärt sich wohl aus der ungünstigen Beeinflussung des Gesamtwachstums. Bei Lamium maculatum ergaben sich ähnliche Anomalieen, die aber ebenso wie bei Galeobdolon sich nie über die ganze Pflanze erstreckten. Auch in der vegetativen Region traten gelegentlich Anomalieen auf, aber nicht alle Pflanzen reagierten in gleicher Weise.

Hier soll nur noch darauf hingewiesen werden, dafs, wie schon länger bekannt ist und auch oben erwähnt wurde, bei einer Anzahl von Pflanzen, z. B. Digitalis purpurea, die Pelorienbildung durch Samen sich vererbt, für die Labiaten hat Peyritsch bei Leonurus cardiaca einen derartigen Fall nachgewiesen. Bei Galeobdolon und Lamium aber tritt die (als latente Anlage auch hier anzunehmende) Neigung zur Pelorienbildung nur dann hervor, wenn besondere äufsere Lebensbedingungen den Anstofs dazu geben.

---

[1]) Botan. Zeitung 1875 p. 625.

So haben wir wohl auch die Thatsache aufzufassen, dafs man künstlich Fasciationen erzeugen kann, dadurch, dafs der „Saft" rasch und mit grofser Intensität in eine Seitenknospe geleitet wird, die sonst nur einen kleinen Teil desselben erhalten hätte. Deshalb finden wir Fasciationen besonders häufig bei Stockausschlägen und Wasserreisern, und auch bei einjährigen Pflanzen (Phaseolus multiflorus[1], Vicia Faba) läfst sich Fasciation hervorrufen, wenn man die Hauptachse über den Kotyledonen abschneidet. Die Achselsprosse derselben werden dann, statt sich normal auszubilden, häufig fasciiert.

Ferner treten bei derartigen Sprossen nicht selten „Doppelblätter" auf[2]). Es geschieht dies namentlich bei Pflanzen mit zweizähligen (dekussierten) Blattpaaren, wie z. B. Weigelia, Lonicera. Es ändert sich die Blattstellung, indem statt der zweizähligen dreizählige Quirle auftreten. Namentlich an der Grenze beider Stellungsverhältnisse findet man oft alle Übergangsstufen von einem mehr oder minder tief zweispaltigen zu getrennten, aber einander noch genäherten Blättern, auch bei ungeänderter Blattstellung können übrigens solche Blätter auftreten. Sie entstehen offenbar dadurch, dafs der Sprofs unter dem Einflufs gesteigerter Ernährung statt zwei Blattanlagen deren drei ausbildet, von denen zwei nahe zusammenliegen. Sie bilden sich entweder getrennt aus, wenn ihnen die Bildungsstoffe die zur Entwicklung zweier Blätter hinreichen, zufliefsen, oder, falls dies nicht geschieht, entsteht ein geteiltes Blatt[3]). Diese Mifsbildungen findet man einerseits an Sprossen, die nach dem Stutzen ihrer Hauptsprosse austreiben, andererseits sah ich sie auch an unverletzten, aber stark gedüngten Weigelia-Sträuchern. Üppig entwickelte Sprosse zeichnen sich auch sonst vielfach durch Abweichungen in ihrer Blattgestaltung — von der Blattgröfse ganz abgesehen — aus, die man nicht gerade als Mifsbildungen bezeichnen kann, die aber hier kurze Erwähnung finden mögen. Bei Symphoricarpus racemosus sind die Blätter gewöhnlich einfach und ganzrandig, an üppigen „Erneuerungssprossen" aber fiederschnittig. Bei Sambucus nigra[4]) zeigen die Stockausschläge die Nebenblätter, die sonst meist verkümmern, reichlich entwickelt und die Blattfläche weiter geteilt als sonst. Ähnliche Beispiele liefsen sich noch vielfach anführen.

Ebenso konnte ich durch Entfernung des Hauptsprosses die einfachen Primärblätter an den basalen Seitensprossen von Vicia Faba veranlassen, sich zu Laubblättern auszubilden (oder zu Mittelbildungen zwischen Laub- und Primärblättern, die jeder Teratologe als echte Mifsbildungen anerkennen würde, vgl. Fig. 94), und bei Versuchen, die A. Maxx auf meine Veranlassung anstellte, gelang es gleichfalls, die Ranken von Pisum sativum teilweise zur „Verlaubung" zu bringen. Eine sehr interessante Mifsbildung an Wurzeln hat Sachs bei Cucurbita dadurch hervorgerufen, dafs er alle Sprofsvegetationspunkte entfernte. Dann wuchsen die rechts und links neben jedem Laubblattstiele im Stammgewebe sitzenden Wurzel-

[1]) Hier zuerst nachgewiesen von Sachs.

[2]) Vgl. J. Klein, Über Bildungsabweichungen an Blättern. Pringsh. Jahrb. XXIV S. 423 ff.; Celakowsky, Über Doppelblätter bei Lonicera Periclymenum und deren Bedeutung. Ibid. XXVI S. 1 ff. Daselbst weitere Litteratur.

[3]) Manche Autoren fassen die Erscheinung auch als eine mehr oder minder tief greifende Spaltung einer Blattanlage auf, meiner Ansicht nach nicht mit Recht. Man kann an Kakteen leicht beobachten, dafs mit kräftigerer Ernährung eine Steigerung in der Zahl der Orthostichen auftritt; ähnlich ist es offenbar in den oben kurz erwähnten Fällen. Eine ausführlichere Erörterung würde hier zu weit führen.

[4]) Vgl. Fritsch in Österr. botan. Zeitschrift 1889 Nr. 6.

anlagen zu haselnufs- bis wallnufsgrofsen, kurz gestielten Knollen aus, an denen die Wurzelhaube verschwindet, der Vegetationspunkt unkenntlich wird, während sich der axile Leitbündelstrang in einen Kreis von Leitbündeln auflöst, die durch chlorophyllhaltiges Gewebe voneinander getrennt sind, es entsteht also eine der Sprofsachse ähnliche Gewebedifferenzierung. (Sachs, Gesammelte Abhandlungen p. 1172.)

Eine weniger tiefgreifende Änderung ist die, welche infolge von ungünstigen Ernährungsverhältnissen auftritt. Juncus bufonius hat normal wie die anderen Juncusarten trimere Blüten. Bei auf sterilem Boden erwachsenen Zwergexemplaren fand Buchenau dimere Blüten, während J. capitatus, unter denselben Verhältnissen erwachsen, die Zahlenverhältnisse seiner Blüten nicht ändert. Auch bei J. bufonius ist es übrigens nicht immer der Fall, immerhin liegt eine deutliche Beeinflussung hier vor. Auch betreffs der Geschlechterverteilung machen sich bei normal diöcischen Pflanzen, wie den Weiden, offenbar äufsere Einflüsse zuweilen dahin geltend, dafs an männlichen Pflanzen weibliche Blüten resp. Mittelbildungen auftreten und umgekehrt. So beobachtete Hampe (Linnaea XV p. 367), dafs bei einer Salix repens solche Zweige, welche aus unter Wasser wachsenden Ästen entsprangen und an die Oberfläche gelangten, weibliche Blüten trugen, diejenigen, die nach dem Austrocknen des Wassers zur Blüte kamen, männliche. Jede Störung der normalen Vegetationsbedingungen wird im allgemeinen geeignet sein, die latent vorhandene Möglichkeit, weibliche Blüten an männlichen Exemplaren zu erzeugen, hervortreten zu lassen. So beschreibt denn auch Haacke (Biolog. Centralblatt 1896 p. 877 ff.) den Übergang von weiblichen Blüten in männliche bei einem stark verstümmelten weiblichen Exemplar von Salix Caprea. In allen diesen Fällen also handelt es sich um bestimmte stoffliche Einwirkungen. Solche müssen wir auch annehmen dann, wenn die Ursache der Mifsbildungen ausgeht von Tieren oder parasitischen Pilzen.

Was die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Veränderungen in der Gestaltung ihrer Nährpflanzen anbelangt, so braucht hier kaum daran erinnert zu werden, in wie aufserordentlich verschieden starkem Mafse dieselbe eintritt, oft so wenig, dafs äufserlich davon nichts zu bemerken ist. Eine stärkere Beeinflussung werden wir nur da erwarten können, wo der Schmarotzer embryonales Gewebe beeinflufst, wie es namentlich in den Vegetationspunkten vorhanden ist. Die Wucherungen, welche an manchen Sprofsachsen und Blättern auftreten, sollen hier unerwähnt bleiben[2]), ebenso alle die mannigfachen Fälle von Verkümmerungen etc. Hier handelt es sich nur um einige Beispiele, in denen eine als „Mifsbildung" zu bezeichnende Beeinflussung der Gesamtgestaltung eines Organes durch den Parasiten eintritt.

Es handelt sich dabei einerseits um eine Umbildung von Organen, ferner um Entwicklung von sonst latent bleibenden Organen und schliefslich auch um eine Neubildung von solchen.

Auf den Ästen der Weifstannen (Abies pectinata, aber auch anderer Abiesarten) findet man häufig „Hexenbesen", negativ geotropische Sprosse, die im Gegensatz zu den normalen Tannensprossen einjährige Nadeln tragen,

[1]) Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. Abhandl. d. naturw. Vereins zu Bremen II.

[2]) Diese Erscheinungen werden in der mykolog. Litteratur ausführlich besprochen. Vgl. de Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze und die ausführliche Zusammenstellung bei v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten.

die auch in Bau und Form von den andern sich unterscheiden. Diese abnormen Sprosse werden durch das Einwandern des Mycels eines Rostpilzes, des Accidium elatinum, in eine Tannenknospe hervorgerufen. Sie sind stets steril, ebenso wie die von Uromyces Pisi befallenen Sprosse verschiedener Euphorbiaarten, die in ihrem ganzen Habitus sich auffallend von den normalen unterscheiden. Auch Exoascusarten rufen auf Kirschbäumen, Birken etc. abnorme, als Hexenbesen bezeichnete Verzweigungssysteme hervor (vgl. die zahlreichen Abbildungen in Tubeufs Buch.)

In den Blüten von Knautia arvensis tritt, wenn sie von Peronospora violacea befallen sind, öfters eine Umwandlung der Staubblattanlagen in violette Blumenblätter, also eine „Füllung" ein [1]), in andern Fällen nur eine Hemmung der Staubblattentwicklung oder Auftreten eines blumenblattartigen Flügels an Stelle eines Pollensackes. Ähnlich fand Giard bei Saponaria officinalis in Blüten, die durch Ustilago antherarum befallen waren, zuweilen die Staubblätter in Blumenblätter verwandelt, eine Umwandlung, die, wie wir sehen werden, auch infolge der Einwirkung von Tieren häufig eintritt.

Dies sind Beispiele, in denen sonst anders sich entfaltende Organanlagen eine Ablenkung in ihrer Entwicklung erfahren. Aber auch normal verkümmernde Organe können durch die Einwirkung eines Schmarotzerpilzes zur Weiterentwicklung gebracht werden. Lychnis vespertina [2]) ist eine gewöhnlich diöcische Pflanze. Sie kommt aber zuweilen auch (scheinbar) mit Zwitterblüten vor. Dies ist in allen genauer untersuchten Fällen dadurch veranlafst, dafs weibliche Blüten von Ustilago antherarum befallen wurden, der die Ausbildung der sonst auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen bleibenden Staubblattanlagen veranlafst; in den Antheren bilden sich aber statt der Pollenkörner Ustilagosporen aus, der weibliche Sexualapparat verkümmert grofsenteils.

Ein Beispiel von Neubildung von Organen an Stellen, an denen sie sonst nicht auftreten, findet statt.

Ein ähnliches Beispiel haben wir an den sonderbaren „Hexenbesen" [3]), welche auf den Blättern von Pteris quadriaurita sich infolge der Einwirkung eines Pilzes, der Taphrina Laurencia, bilden. Es sind dies Adventivsprosse mit verbildeten Blättern, während normale Adventivsprosse auf den Blättern dieser Pflanze niemals auftreten; bei anderen Formen gehört das Auftreten von blattbürtigen, der vegetativen Vermehrung dienenden Sprossen dagegen zu den normalen Erscheinungen. Die Blätter dieser Adventivsprosse weichen in Gestalt und Bau von den gewöhnlichen Pterisblättern ab. Die Gestalt wird aus der Abbildung hervorgehen (Fig. 108). Was den Bau anbelangt, so sei erwähnt, dafs er ein viel einfacherer als der normaler Blätter ist; das Blattgewebe ist nur sehr wenig differenziert, die Epidermis besitzt keine Spaltöffnungen und die Blätter sind offenbar, teleologisch betrachtet, hier ebenso wie die Gewebewucherungen anderer „Pilzgallen" dazu bestimmt, aus dem Pflanzenkörper Baumaterialien an sich zu ziehen, die der Pilz dann zur

[1]) de Bary, a. a. O. p. 395. Molliard, Cécidies florales. Annales des scienc. nat. VIII sér. t. 1.

[2]) Mangin, Recherches sur le polymorphisme floral, la sexualité et l'hermaphroditisme parasitaire du Lychnis vespertina. Lyon 1889. Über analoge Fälle bei andern Pflanzen vgl. Mangin et Giard in Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1884.

[3]) Vgl. Giesenhagen, Über Hexenbesen an tropischen Farnen. Flora, Erg.-Bd., 1892 p. 130 ff.

Bildung seiner Sporen verwendet. Dafs diese verbildeten Blätter aber trotzdem nichts anderes sind, als Umbildungen (resp. Hemmungsbildungen) gewöhnlicher Blattanlagen, ergiebt sich schon daraus, dafs sie ebenso wachsen und angelegt werden, wie normale Blätter, und dafs man — obwohl sehr selten — zwischen ihnen zuweilen ein normales Pterisblatt trifft, was offenbar dadurch zustande kommt, dafs hier ausnahmsweise in die Blattanlage keine Pilzhyphen hineinwuchsen. Der Vorgang ist also offenbar der, dafs infolge der Einwirkung des parasitischen Pilzes das Blattgewebe zur Bildung eines sonst hier nicht auftretenden Adventivsprosses veranlasst wird, und dafs der Pilz dann durch

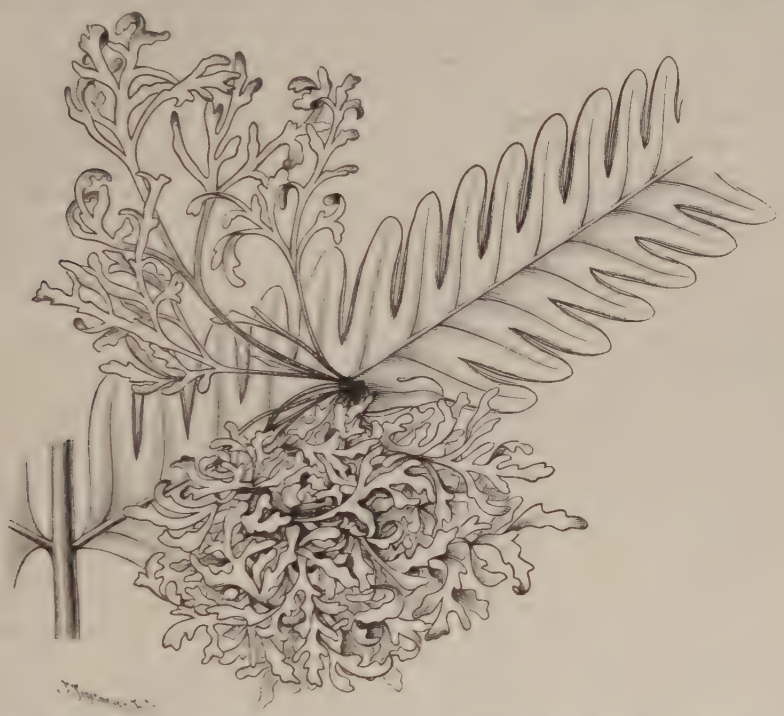


Fig. 108. Blattfieder von Pteris quadriaurita (nach Giesenhagen), auf welcher sich infolge der Einwirkung des parasitischen Pilzes Taphrina Laurencia ein „Hexenbesen" gebildet hat, dessen Blätter abweichend von der gewöhnlichen Blattform der Pflanze ausgebildet sind.

seine Einwirkung die Blattanlagen verändert. Das erstere Moment erinnert sehr an die unten von Selaginella pentagona angeführte Gallenbildung. (Betreffs der Pilzgallen von Aspidium aristatum vgl. Giesenhagen a. a. O.)

Bei Luzula flavescens und L. Forsteri, welche von einem „Brandpilze" befallen waren, fand Buchenau [1]) die Blüten durch dichte Büschel von Hochblättern ersetzt, was uns zu den durch Tiere veranlafsten Vergrünungserscheinungen überleiten kann.

Von besonderem Interesse sind die Versuche „Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen" von

[1]) Abhandl. d. naturw. Vereins zu Bremen II.

J. Peyritsch[1]). Leider hat der Tod diesen Forscher verhindert, die in Aussicht gestellte ausführlichere Darstellung seiner Versuchsresultate zu geben. So besitzen wir nur die genannte kurze Mitteilung, der früher schon eine andere[2]) vorhergegangen war, in der Peyritsch gezeigt hatte, dafs man bei Arabisarten durch künstliche Infektion derselben mit Aphisarten Chloranthien erzeugen kann, vorausgesetzt, dafs die infizierten Blütenknospen noch nicht zu weit in ihrer Entwicklung vorangeschritten waren. Mit der Vergrünung war eine Störung der Ausbildung der Geschlechtsorgane verbunden, namentlich war der Pollen rudimentär und offenbar funktionsunfähig.

Weitergehende Mifsbildungen wurden bei anderen Pflanzen durch Infektion mit Phytoptus bei Valerianeen und Cruciferen erzielt. Es stellten sich teils abnorme Blattformen, teils verschiedene Formen von Blütenfüllungen und sprossenden Blüten ein. Die ersteren bestanden im allgemeinen darin, dafs Blattzähne an einigen Stellen gleich den Zähnen eines Kammes aneinandergereiht auf Lappen standen, die meist über den übrigen Blattrand hervortraten; bei Centranthus calcitrapa zeigte sich öfters die Erscheinung, die Masters in seiner „Vegetable teratology" p. 445 als „Enation von Blattorganen" bezeichnete. In den Blütenständen der Cruciferen zeigte sich an wenigen oder an zahlreichen Blüten das Auftreten der sonst ganz verkümmerten Stützblätter. Diese glichen in Form und Textur kleinen Laubblättern.

Die Füllung der Blüten kam in den verschiedensten Formen vor. Alle Zwischenstufen von der Petalodie einzelner Staub- und Fruchtblätter bis zur vollkommenen Füllung waren vertreten, und aufserdem fanden sich Durchwachsungen der Blüten, doppelte und dreifache Corollen, Calycanthemie, Sprossungen innerhalb der Blüten u. dgl.

Alle diese Erscheinungen wurden erzielt durch Übertragung eines Parasiten, und zwar eines Phytoptus, der sich in degenerierten Knospen von Valeriana tripteris fand. Der Grad der Umbildungen war dabei ein verschiedener, je nach der Gröfse der Infektion und der Empfindlichkeit der Pflanze.

Analog sind die Erscheinungen, welche durch den Stich eines Insektes, der Livia juncorum, vielfach bei Juncusarten (J. lamprocarpus, supinus, acuminatus u. a.) hervorgerufen werden, sowohl an Blüten, als an den Vegetationsorganen[3]). Die Erscheinungen bei Blüten sind verschieden, offenbar nach dem Zeitpunkt, in welchem die umbildende Einwirkung des Insektes stattfindet. Gemeinsam ist, dafs eine Verkümmerung der Sexualorgane eintritt, aufserdem bald nur eine Vergröfserung der Perigonblätter bis auf das Dreifache der normalen Länge, bald Knospenbildung in deren Achseln, wobei auch die Stellung der Perigonblätter verändert ist, bis schliefslich statt der Blüten grofse Blattbüschel entstehen. Auch vegetative Sprosse können durch das Saugen des Insektes verändert werden. Die Einwirkung desselben besteht darin, dafs die Internodien ganz kurz bleiben und fast sämtliche Blattachseln Seitensprosse entwickeln, an denen die Blätter nach einem zwischen $^1/_2$—$^1/_3$ liegenden Divergenzbruche stehen (aber nicht regelmäfsig und unter mannigfachen Drehungen und Verschiebungen). Besonders eigentümlich

[1]) Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. in Wien Bd. XCVII 1888.

[2]) Peyritsch, Zur Äthiologie der Chloranthien einiger Arabis-Arten. Pringsheims Jahrb. XIII, 1.

[3]) Vgl. Buchenau, a. a. O. p. 390. Diese Mifsbildung gehört offenbar zu den häufigsten; sie kommt auch in der Umgebung Münchens in zahlreichen Exemplaren vor.

aber ist die Veränderung, welche die Blätter erfahren; ihr Scheidenteil vergröfsert[1]) sich ganz bedeutend, während der Spreitenteil klein bleibt oder ganz verkümmert, mit anderen Worten: das Insekt bringt hier dieselben Veränderungen hervor, wie sie sonst bei der normalen „Blattmetamorphose" eintreten, wenn aus einer Laubblattanlage ein Niederblatt oder ein Hochblatt entsteht. Für das Insekt liegt der Vorteil offenbar darin, dafs das weiche, in Streckung begriffene Gewebe der Blattscheide ihm leichter für die Ernährung zugänglich ist. Kehren wir indes zu den Peyritschschen Versuchen zurück[2]), so scheint mir zweierlei von besonderer Bedeutung zu sein. Einmal die Thatsache, dafs, wie bei der Gallenbildung, eine stoffliche Einwirkung des Parasiten die Ursache der Mifsbildung ist, und dann dafs bei den Mifsbildungen meist keine neue Organbildung auftritt, sondern nur eine Verschiebung der Organe, andererseits zeigen schon die von Pilzen oben angeführten Fälle, dafs bei Mifsbildungen auch neue Gestaltungsverhältnisse auftreten können. Was zunächst die „Verschiebung" der Organbildung bedingt, so sei folgendes bemerkt. Wenn eine Blüte „vergrünt", so erhalten die statt der Blumenblätter, Staubblätter etc. auftretenden Laubblätter die Form der gewöhnlichen Laubblätter der betreffenden Pflanze, z. B. bei Drosera findet man in den vergrünten Blüten auf den Blättern die für die Droserablätter charakteristischen „Tentakeln". Freilich ist die Vergrünung nicht immer eine vollständige, dann ist die Form der bei der Vergrünung entstandenen Blätter natürlich eine einfachere, aber der extreme Fall ist eben der klarste. Wenn ferner bei der Füllung der Blüten neue Petala erscheinen, so haben dieselben der Hauptsache nach die Form der gewöhnlich vorhandenen. Die Mifsbildung bestand in einer abnormen Umbildung und gewissermafsen in einem Durcheinanderrütteln der verschiedenen Organe. Aber ebensowenig als gewöhnlich bei der Gallenbildung neue, sonst in der Pflanze nicht vorkommende Gewebebestandteile auftreten[3]),

Fig. 109. Juncus lamprocarpus. Durch Livia juncorum umgebildeter Sprofs. Die Blätter haben eine mächtige Entwicklung der Scheiden unter Reduktion der Blattspreiten erfahren.

[1]) Das Studium dieser Mifsbildungen ist denjenigen Botanikern zu empfehlen, welche trotz aller entwicklungsgeschichtlichen und sonstigen Angaben die Binsenblätter immer noch für Sprosse halten.

[2]) Betreffs anderer durch Tiere verursachter Gestaltveränderungen bei Pflanzen verweise ich auf die Zusammenstellung bei Frank, Pflanzenkrankheiten III. Teil.

[3]) Ob diesem Satze ganz allgemeine Giltigkeit zukommt, erscheint freilich fraglich. Denkbar ist auch der andere

ebensowenig entstand bei diesen Mifsbildungen morphologisch etwas Neues. Neu ist nur die Kombination des der Pflanze Möglichen, die Eigenschaften, welche kombiniert werden, bleiben dieselben wie die Stücke, welche die wechselnden Bilder des Kaleidoskops liefern. Mittelbildungen zwischen zwei Organen entstehen dabei sehr häufig, so hat Peyritsch bei Valeriana statt der Brakteen Mittelbildungen zwischen Brakteen und Pappusstrahlen beobachtet oder zwischen Brakteen und Blumenblättern.

Wenn also etwas Neues bei derartigen Mifsbildungen nicht auftritt, sondern nur eine andere Kombination der vorhandenen Anlagen, so geht für uns daraus wieder hervor, dafs man sich hüten mufs, Mifsbildungen phylogenetisch deuten zu wollen, wie das sehr vielfach geschehen ist. (Vgl. den § 1 dieses Kapitels.) Zugegeben, dafs manche in der Pflanze als latente Anlagen vorhandenen Charaktere[1]) beim Auftreten von Mifsbildungen in verstärktem Mafse hervortreten, so handelt es sich dabei doch immer nur um Entfaltung von etwas in abgeschwächtem Zustand Vorhandenem, nicht um eine Änderung der ganzen Organbildung, wie sie auftritt, wenn z. B. in vergrünten Blüten statt der Samenanlagen Blättchen auftreten. In den letzteren ist das Charakteristische der Samenanlagen, Embryosack etc., verschwunden. Wenn aber die Deckblätter einer Cruciferen-Inflorescenz sich entwickeln, so mag man das, aus vergleichenden Gründen, immerhin als einen Rückschlag bezeichnen. Ebenso wird man die von Treub[2]) u. a. beobachtete Thatsache auffassen können, dafs bei Gallenbildungen in den Blütenköpfchen von Hieracium umbellatum vom Involucrum aus bis zur Mitte des Blütenköpfchens, wo die Gallenauftreibung safs, alle Übergänge vom normalen Pappus der Blüten bis zum Auftreten von fünf getrennten, grünen, mit Leitbündeln versehenen Blättchen zu beobachten waren. Überall aber ist es nur der Vergleich mit verwandten Formen, welcher uns zu einer derartigen Auffassung veranlassen kann; denn es ist mir unzweifelhaft, dafs es latente Anlagen giebt, die nie bei den Vorfahren entwickelt waren, die also keinerlei phylogenetische Bedeutung haben.

So haben A. Braun und Strasburger[3]) bei Selaginella pentagona merkwürdige Gallenbildungen beobachtet, die äufserlich Bulbillen ähnlich

---

Fall. Herbst (Biologisches Centralblatt 1894) weist z. B. auf die von Solms-Laubach beobachtete Thatsache hin, dafs bei den von Ustilago Treubii an Polygonum chinense hervorgerufenen Pilzgallen das Gewebe der Nährpflanze capillitiumähnliche Zellen liefert, welche bei der Sporenausstreuung mitwirken (nach Solms namentlich dadurch, dafs es die schwere Benetzbarkeit der freigelegten Zellen erhöht). Indes handelt es sich schliefslich doch nur um bei dem Wachstum der Pilzgalle stark in die Länge gedehnte Zellen der Nährpflanze, die ebenso wie die Gewebeformen anderer Gallen nicht der Nährpflanze, sondern dem Schmarotzer dienstbar sind. (Vgl. dagegen die Ansicht von Solms, Ustilago Treubii in Ann. du jardin bot. de Buitenzorg Vol. VI p. 79.) Übrigens finden sich Zellformen, die bei ungestörter Entwicklung nicht vorhanden sind, namentlich auch bei den Haarbildungen der „Erineum"-Gallen. Diese durch Milben verursachten Haarbildungen stehen gleichfalls im Dienste des Parasiten und weichen von den normalen Haargebilden der betreffenden Pflanzen ab.

[1]) Neottia nidus avis, die bekannte saprophytische Orchidee, hat keine grünen Laubblätter. Gelegentlich aber tritt ein solches auf. Die Anlage dazu war offenbar noch in latentem Zustand vorhanden. Wenn man hier eine Vererbung von mit Laubblättern ausgerüsteten Vorfahren her annehmen wird, so ist andererseits nicht abzusehen, warum es nicht auch latente Anlagen geben sollte, die nicht als Reste früherer Entwicklung zu betrachten sind.

[2]) Treub, Notice sur l'aigrette des composées. Arch. Néerl. T. VIII.

[3]) Strasburger, Die Bulbillen und Pseudobulbillen der Selaginella. Botan. Zeitung 1873 p. 105.

sind. Diese haben sechs Zeilen gleichartig ausgebildeter Blätter (während sonst bekanntlich — abgesehen von den wenigen isophyllen Formen — die Selaginellablätter in zweizähligen, schief gekreuzten Quirlen stehen und an den vegetativen Organen die beiden Blätter jedes Quirls von sehr ungleicher Gröfse sind). Eine derartige Blattstellung, wie sie diese Gallensprosse zeigen (die von einer Dipterenlarve bewohnt sind), findet sich bei Selaginella sonst nie. Die „Bulbillen" wachsen mit einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle. Ihre ersten Entwicklungsstadien sind leider unbekannt, wahrscheinlich aber entstehen sie als Wucherungen an jugendlichen Sprossen infolge des Reizes, welchen die Larve ausübt. Wir haben keinen Grund, anzunehmen, dafs die Vorfahren dieser Selaginella jemals sechsreihig beblätterte Sprosse gehabt haben, oder dafs die Vorfahren von Pteris quadriaurita Adventivsprosse auf den Blättern entwickelten (vgl. p. 167), vielmehr sind diese Mifsbildungen offenbare Neubildungen (deren Beschaffenheit abhängt von der des Protoplasmas der Pflanze einerseits und dem auf es ausgeübten Reiz andererseits). Es scheint, dafs niedere Pflanzen, namentlich Pilze, für Mifsbildungen plastischer sind als höhere, bei denen, wie wir sahen, meist nur eine Verschiebung der Organbildung eintritt.

Die soeben angeführten, durch Tiere verursachten Mifsbildungen veranlassen uns, einen Blick zu werfen auf die neueren Forschungen über das Zustandekommen der Gallen. Dafs diese wunderbaren Gebilde schon frühe die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben, ist erklärlich genug. Sehen wir hier doch infolge eines durch ein Tier ausgeübten Reizes eine Neubildung entstehen, welche dem sich darin entwickelnden Tiere Wohnung, Nahrung und Schutz in überraschend zweckmäfsiger Weise gewährt. Wovon geht nun dieser Reiz aus? Nach der Meinung von Lacaze-Duthier[1]), der sich z. B. auch Darwin und Hofmeister angeschlossen haben, wäre ein durch das eierlegende Insekt mit dem Legestachel eingeführter Giftstoff die Ursache der Gallenbildung. Dabei ist selbstverständlich, dafs der durch das Muttertier ausgeübte Reiz bei der betreffenden Pflanze eine Reizempfänglichkeit voraussetzt, der „virus" von Cynips Rosae z. B. hat auf die Eiche, die so viele Gallen trägt, keinerlei Wirkungen.

Die Theorie von Lacaze-Duthier hat sich nun aber in vielen Fällen nicht als stichhaltig erwiesen, wie schon aus Adlers berühmten entomologischen Untersuchungen hervorging. Auf botanischem Gebiet hat namentlich Beyerinck[2]) unsere Kenntnisse über Gallenbildung bereichert.

Es zeigte sich, dafs bei den Cynipidengallen der Reiz, welcher die Gallenbildung bedingt, nicht von der eierlegenden Gallwespe, sondern von der Larve ausgeht. Diese übt ihre Wirkung schon aus, während sie noch vollständig in ihrer Eischale eingeschlossen ist. Es ist dies kaum anders denkbar als dadurch, dafs man annimmt, die Larve scheide lösliche Substanzen ab, die in das Gewebe der Pflanze eindringen. Denn vielfach ist die Larve von dem zur Galle auswachsenden Gewebe entfernt, sie kann von demselben sogar in einzelnen Fällen durch totes Gewebe getrennt sein, ohne dafs dadurch die Entstehung der Galle verhindert würde. Dieser Fall zeigt, dafs es sich um eine durch das

[1]) Lacaze-Duthier, Recherches pour servir à l'histoire des galles. Ann. d. sciences nat. bot. 1853.

[2]) Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipiden-Gallen. Amsterdam 1882.

lebende Protoplasma der Nährpflanze vermittelte Reizfortleitung nicht handeln kann. Da also die Wirkung von der Larve ausgeht und eine langsame ist, kann man die Entwicklung der Galle durch Abtöten der Larve zum Stillstand bringen. Dafs nicht etwa ein „Wundreiz" bei der Gallenbildung die Hauptrolle spielt, geht schon einfach aus der Thatsache hervor, dafs die Eier in vielen Fällen an der Oberfläche jugendlicher Pflanzenorgane festgeklebt und dann von seiten des umliegenden Gewebes umwallt werden. Indem an den Stellen des jugendlichen Gallgewebes, welche von dem Tiere unmittelbar berührt werden, das Wachstum gehemmt wird, entsteht die Larvenkammer, die stets von Nährgewebe für die Larve ausgekleidet ist.

Von besonderem Interesse für eine Theorie der Gallenbildung ist die von Adler entdeckte, von Beyerinck bestätigte Thatsache, dafs auf ein und derselben Nährpflanze, der Eiche, die verschiedenen Formen einer und derselben Gallwespe verschiedene Gallen erzeugen. Die weiblichen Tiere von Dryophanta folii z. B. verlassen im November oder Dezember ihre Galle auf einem Eichenblatt. Sie suchen sofort eine Knospe (ein „schlafendes Auge") auf, legen auf den Vegetationspunkt derselben ein Ei und erzeugen dadurch eine kleine violettfarbige Knospengalle, welche man, ehe der Zusammenhang bekannt war, einer als Spathegaster Taschenbergi bezeichneten Gallwespe zuschrieb. Die Männchen und Weibchen dieser Art verlassen im Mai ihre Wohnungen; die befruchteten Weibchen stechen in Rippen junger Eichenblätter und geben dadurch Veranlassung zur Entstehung der Blattgallen, von denen wir ausgingen. Die beiden Gallen sind sowohl ihrer Form, als ihrem anatomischen Bau nach verschieden. Kommt dies daher, dafs der von den parthenogenetisch entstandenen Eiern ausgesonderte Stoff (der die Gallenbildung bedingt) ein anderer ist als der der befruchteten Eier, oder daher, dafs der Stoff zwar derselbe, die Reaktion des Vegetationspunktes aber eine andere ist als die des Blattes? Die Beantwortung dieser Frage wäre meiner Ansicht nach für die Morphologie wichtiger als die Verfolgung von Scheitelzellen und anderen Detailfragen, an welche so viel Arbeit gewendet wird.

Dafs die Galle den Bedürfnissen der Larven in ausgezeichneter Weise angepafst ist, ist schon hervorgehoben worden. Speciell ist von Interesse, dafs die in der Galle sich entwickelnden Tiere teils mechanisch, teils chemisch (namentlich durch reichliche Gerbstoffbildung) geschützt sind, ein Schutz, der freilich, wie die zahlreichen Inquilinen der Gallen beweisen, kein absoluter ist.

Welch merkwürdige Bildungen dabei entstehen können, zeigen die Gallen der Mikrolepidoptere Cecidotes Eremita, welche sich an den Zweigen argentinischer Sträucher aus der Gattung Duvana finden[1]). Diese kugelige bis eiförmige Galle entsteht aus dem Cambium der Zweige; sie besitzt ein parallel der Oberfläche gelagertes cambiales Meristem, welches in radialer Richtung nach innen ein aus protoplasmareichen, dünnwandigen Zellen bestehendes Nahrungsgewebe für die Raupe, nach aufsen Sklerenchym und Leitbündel erzeugt. Sie besitzt einen Deckel, der ohne jede Beihülfe des Insektes hervorgebracht wird und demselben gestattet, später die Gallenkammer, die ihm zum Schutze dient, zu verlassen.

[1]) Hieronymus, Ber. über die Thätigkeit der botan. Sektion der Schlesischen Gesellschaft 1884 p. 272.

Dieser Schutz wird bei einer anderen Galle dadurch hervorgerufen, dafs infolge des Reizes der Larve sich Wurzeln bilden, die sich über die Larvenkammer herlegen und, miteinander verklebend, einen dichten lebendigen Mantel bilden. So ist es bei der durch Cecidomyia Poae auf Poa nemoralis hervorgerufenen Galle [1]). Die Wurzeln entstehen hier an Stellen, wo sie normal sonst nie auftreten. Der zur Gallenbildung führende Reiz geht auch hier von der Larve aus, die sich mit der Oberfläche eines noch wachsenden Internodiums fest verklebt. Es bilden sich zunächst rechts und links, in beträchtlicher Entfernung von dem Tiere, leistenförmige Anschwellungen, aus denen dann die Wurzeln ihren Ursprung nehmen; man kann dieselben sogar veranlassen, sich zu normalen Wurzeln weiter zu entwickeln, wenn man die Galle als Steckling benützt. Dafs indes die Galle nicht überall durch die Reizwirkung der Larve entsteht, zeigt das Verhalten von Nematus Capreae [2]). Hier trifft, wie schon Adler fand, die alte Theorie von Lacaze-Duthier in der That zu, die Entwicklung der Galle ist abhängig von der mit dem Ei in das junge Blatt eingeführten Substanz aus der Giftblase. Dies folgt schon daraus, dafs jede durch die Säge des Insekts angebrachte Verwundung, auch wenn kein Ei darin abgelegt wird, die Gallenbildung veranlafst, und ferner daraus, dafs die künstliche Vernichtung des Eies hier die Gallenbildung nicht verhindert, nur auf die Gröfse derselben wirkt die Entwicklung des Eies ein.

Zum Schlusse dieser kurzen Besprechung neuerer Gallenforschungen sei nur auf zwei Punkte hier noch hingewiesen. Der eine ist der, dafs im anatomischen Bau der Gallen im allgemeinen keine anderen Gewebebestandteile auftreten, als die betreffende Pflanze sie auch sonst, nur an anderem Ort und in anderer Verteilung, ausbildet. Zweitens ist hervorzuheben, dafs alle höher differenzierten Gallen hervorgehen aus jugendlichen, noch entwicklungsfähigen Geweben, die durch die Einwirkung der Gallentiere zu abweichender Ausbildung veranlafst werden; je höher ausgebildet eine Galle ist, um so früher wird die gallenerzeugende Einwirkung auf das Pflanzengewebe stattfinden müssen.

§ 3.

Bedeutung der Mifsbildungen für die Theorie der Organbildung.

Schon im vorhergehenden wurde auf einige allgemeine Erwägungen hingedeutet, die aus dem Studium der Mifsbildungen sich ergeben. Hier mag kurz erwähnt werden, zu welchen theoretischen Betrachtungen sie geführt haben. Vor allem ist hier anzuführen die Sachssche Theorie von „Stoff und Form“ [3]), welche speciell auch auf die Mifsbildungen angewendet worden ist.

Sachs geht davon aus, dafs die formalen Verschiedenheiten der Pflanzenorgane begründet seien in ihrer materiellen Verschiedenheit, und dafs die Veränderungen der organischen Formen auf Veränderungen in den Ernährungsvorgängen beruhen (dies Wort im weitesten Sinne ge-

---

[1]) Beyerinck, Botan. Zeitung 1885 p. 305.
[2]) Beyerinck, Über das Cecidium von Nematus Capreae auf Salix amygdalina. Botan. Zeitung 1888.
[3]) Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie von J. Sachs. II p. 1109 ff.

nommen). Die Substanzen, welche die Bildung eines Laubblattes veranlassen, sind also verschieden von denen, die zur Bildung einer Samenanlage, einer Wurzel u. dgl. notwendig sind. Ist dies der Fall, so sind auch die sogenannten „morphologischen Prozesse" kausal verständlich, ebenso wie dies z. B. in der Morphologie der Krystalle der Fall ist. Wir können dann uns auch ein Bild davon machen, wie es kommt, dafs bei Mifsbildungen so häufig ein Organ an Stelle eines anderen Organs auftritt, oder dafs die Formverhältnisse der beiderlei Organe in der verschiedensten Weise miteinander gemischt sind, ähnlich wie die Eigenschaften zweier verschiedener Species in ihren Bastarden gemischt auftreten. Es werden solche Mittelbildungen zu stande kommen, wenn in eine Organanlage andere organbildende Stoffe einwandern.

Die durch Tiere verursachten Mifsbildungen zeigen uns nun in der That, dafs durch materielle Einwirkungen die Organbildung verändert wird, wenn auch natürlich, wie wir hervorgehoben haben, die Veränderungen bestimmt sind durch die Eigentümlichkeiten der Pflanze selbst. Dafs gerade in den Blüten so besonders häufig Mifsbildungen auftreten, während wir solche bei Wurzeln z. B. relativ selten antreffen, kann in folgenden Eigentümlichkeiten seinen Grund haben [1]).

1. Die Organanlagen entstehen am Blütenvegetationspunkt rasch nacheinander und gewöhnlich in gröfserer Zahl dicht über- und nebeneinander.
2. Es werden dabei in kurzen Intervallen Organe verschiedener Ausbildung (Blumenblätter, Staubblätter etc.) angelegt.
3. Es werden also, je verwickelter ein Organkomplex der Pflanze ist, desto leichter Mifsbildungen eintreten können, denn schon kleine Störungen genügen, um bei dem Einwandern der organbildenden Stoffe in die Anlagen Änderungen hervorzurufen. Eine normale Ausbildung eines so komplizierten Apparates kann nur dann stattfinden, wenn alle Stoffbewegungen und Zellteilungen mit einer fast mathematischen Genauigkeit erfolgen. Wenn z. B. einige Moleküle solcher Substanzen, welche die Antherenbildung anregen, nur um $^1/_{1000}$ mm rechts oder links vom Wege abirren oder sich auf ihrer Wanderung in den Blütenvegetationspunkt verspäten oder verfrühen, so werden an einem Carpellblatt oder einem Blumenblatt Antherencharaktere teilweise auftreten.

Bei meinen Untersuchungen über die Entwicklung gefüllter Blüten [2]) gelangte ich zu dem Schlusse, dafs die Sachssche Auffassung in der That die einfachste allgemeine Zusammenfassung der Thatsachen ermöglicht. In allen Fällen handelt es sich hier um eine Steigerung der Quantität der blütenblattbildenden Stoffe. Diese äufsert sich bald in einer Spaltung der normalen Blütenblattanlagen, bald in dem Auftreten neuer Blütenblattanlagen, bald in der Umbildung anderer Blattanlagen der Blüten zu Blumenblättern, womit vielfach tiefgreifende Störungen in der Ausbildung der ganzen Blütenanlage verbunden sind.

Sachs hat seine Auffassung der „blütenbildenden" Stoffe später (1887) dahin erläutert, dafs er sagt [3]), es sei darunter nicht die ganze Stoffmasse zu verstehen, aus denen eine fertige Blüte oder Blütenknospe bestehe. „Vielmehr nehme ich an, dafs äufserst geringe Quantitäten

[1]) Vgl. auch Sachs, Über Wachstumsperioden und Bildungsreize. Flora 1893 p. 217.
[2]) Goebel, Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsh. Jahrb. XVII p. 207 ff.
[3]) Gesammelte Abhandlungen I p. 307.

einer oder verschiedener Substanzen (chemischer Verbindungen) in den Blättern entstehen, die es bewirken, dafs die den Vegetationspunkten ohnehin zuströmenden allbekannten Baustoffe die Form von Blüten annehmen. Diese blütenbildenden Stoffe können, ähnlich wie Fermente, auf gröfsere Massen plastischer Substanzen einwirken, während ihre eigene Quantität verschwindend klein ist." Diese Auffassung steht ganz in Übereinstimmung mit den Anschauungen über Umbildung, zu denen wir oben gelangt sind. Sie steht ferner auf dem Boden der „Epigenese"; ebenso wie die Gestaltung eines Stärkekorns bedingt ist durch die stoffliche Beschaffenheit der stärkeerzeugenden Pflanze, ebenso auch die der organbildenden Stoffe.

Auch Beyerinck (Bot. Zeitung 1888) ist betreffs der Gallenbildung zu ähnlichen Schlüssen gelangt wie Sachs. Er nimmt an, dafs der von den Tieren ausgesonderte gallenbildende Stoff einen enzymatischen Charakter hat, dafs es Wuchsenzyme gebe, welche das Protoplasma der Nährpflanze so beeinflussen, dafs eine Gallenbildung eintritt. Solche „Wuchsenzyme" nimmt Beyerinck nach dem Vorgange von Sachs auch bei der normalen Organbildung an, nur dafs sie dann vom Protoplasma der Pflanze selbst erzeugt werden. Da diese Enzyme offenbar für die verschiedenen Organe verschieden sein müssen, so nähert sich diese Vorstellung ganz der Sachsschen. Indes mufs es genügen, auf diese allgemeinen Fragen kurz hingewiesen zu haben.

Es kann sich auf diesem schwierigen Gebiete zunächst ja doch nur um Gleichnisse, nicht um ins einzelne durchgeführte Theorieen handeln. Jene allgemeinen Anschauungen aber werden um so fruchtbarer sein, je mehr sie eine klare Fragestellung für weitere experimentelle Forschung ermöglichen.

Fünfter Abschnitt.

Beeinflussung der Gestaltung durch Korrelation und äufsere formative Reize.

In dem Kapitel über Mifsbildungen haben wir gesehen, dafs äufsere Umstände oft einen tiefgreifenden Einflufs auf die Organbildung ausüben können; durch einen parasitischen Pilz kann z. B. auf den Blättern von Pteris quadriaurita (p. 166) die Bildung eines Sprosses hervorgerufen werden an Stellen, wo ein solcher sonst niemals entsteht, und zweitens finden wir seine Blätter an Bau und Gestalt von den normalen abweichend ausgebildet. Wie hier also die Organbildung selbst und ihr Verlauf abhängt von bestimmten äufseren Faktoren, welche auf das mit bestimmten Eigenschaften ausgerüstete Protoplasma der Nährpflanze einwirken, so wird auch die normale Organbildung von äufseren Faktoren bestimmt und beeinflufst. Es ist zunächst selbstverständlich, dafs sie wie alle anderen Lebensvorgänge gebunden ist an das Vorhandensein der allgemeinen Lebensbedingungen. Deren Untersuchung gehört aber in das Gebiet der Experimentalphysiologie, und auch die besonderen Fälle, in denen die Entfaltung angelegter Organe oder die Entwicklung überhaupt nur unter bestimmten, als Reize wirkenden Bedingungen erfolgt, gehören nicht hierher. Für die organographische Betrachtung ist es z. B. nicht von Bedeutung, dafs die Keimung der Orobanche-Samen nur im Kontakt mit der Wurzel einer Nährpflanze, die der Lebermoos-Sporen (nach Leitgeb) nur im Lichte erfolgt. Wenn sich aber nachweisen läfst, dafs die Gestaltung der Keimpflanze eine andere ist, je nachdem die Keimung bei starker oder bei geringer Lichtintensität erfolgt, so ist dies eine Thatsache, die auch für den Organographen von höchster Bedeutung ist, weil sie ihm eine direkte Abhängigkeit der Gestaltung von äufseren Bedingungen zeigt. Natürlich lassen sich auch hier nur willkürliche Grenzen gegenüber der Physiologie ziehen; aber immerhin wird es berechtigt sein, diese Thatsachen hier auch vom organographischen Gesichtspunkte aus zu betrachten, wie dies schon in Hofmeisters „Allgemeiner Morphologie“ geschehen ist, einem Werke, das auf die experimentelle Behandlung morphologischer Fragen nachdrücklichst hingewiesen hat und sich dadurch zu der idealistischen Morphologie in scharfen Gegensatz stellte.

Für die experimentelle Organographie kommt zweierlei in Betracht: einmal die gegenseitige Beeinflussung der Organe untereinander, die wir als Korrelation bezeichnen, und dann die Wirkung äufserer Faktoren, welche man mit Herbst[1]) als formative Reize bezeichnen kann. Besonders deutliche Beispiele für solche formativen Reize haben wir schon in dem Kapitel über Mifsbildungen angeführt.

I. Korrelationen[2]).

Die bei der Besprechung der Regeneration angeführten Thatsachen zeigen, dafs die Organe vieler Pflanzenkörper auch nach der Abtrennung von den letzteren unter günstigen Umständen weiter leben können. Ebenso werden beim Okulieren Knospen, beim Pfropfen ganze Sprofsstücke aus dem Gewebeverband losgetrennt und vereinigen sich mit einem anderen; auch Blätter und Wurzeln lassen sich von einer Pflanze auf eine andere (derselben oder einer anderen Art) übertragen. Sie wachsen an und setzen ihre Lebensverrichtungen fort.

Diese Thatsachen könnten zu der Anschauung führen, dafs die Organe eine weitgehende Unabhängigkeit voneinander aufweisen. Eine genauere Untersuchung zeigt aber, dafs dem nicht so ist, dafs vielmehr eine Wechselwirkung zwischen Teilen des Pflanzenkörpers stattfindet; Gröfse und Ausbildung eines Organs ist vielfach durch ein anderes bestimmt[3]). Diese gegenseitige Beeinflussung bezeichnen wir als Korrelation. Wir können mit Sicherheit von einer solchen nur dann sprechen, wenn sie experimentell feststellbar ist. In zahlreichen anderen Fällen steht zwar die Ausbildung eines Organs in deutlicher Beziehung zu der eines anderen, aber wir wissen nicht, ob das eine direkte oder indirekte ist. Bei den Phyllanthusarten, welche blattähnliche Seitenzweige tragen, sind die Blätter am Hauptsprofs gewöhnlich zu Schuppen verkümmert. Dies kann aber auf sehr verschiedenem Wege erfolgt sein: 1. dadurch, dafs die einem gefiederten Blatte ähnlichen Seitensprosse direkt wachstumshemmend auf die Blattanlagen wirkten; 2. dadurch, dafs die Laubblätter der Hauptachse durch die blattähnliche Ausbildung der Seitensprosse mehr oder minder funktionslos wurden und dadurch der Verkümmerung anheimfielen. Nur im ersteren Fall ist die Abhängigkeit eine direkte Korrelation. Die Feststellung solcher Korrelationen ist für die Organographie von gröfster Bedeutung, deshalb mögen im folgenden einige der bis jetzt bekannten Fälle angeführt werden. Die Beeinflussung bei der

---

[1]) Herbst, Bedeutung der Reizphysiologie für die Ontogenese. Biol. Centralbl. 1895 p. 721 ff. Auf diese treffliche Abhandlung sei hier besonders hingewiesen.

[2]) Vgl. Goebel, Beiträge zur Morphol. und Physiol. des Blattes. Botan. Zeitg. 1880 p. 153 ff. Über die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane. Berlin 1884 (in der hier gegebenen Darstellung vielfach benutzt). Zur Geschichte unserer Kenntnis der Korrelationserscheinungen I. Flora 1893 p. 38 ff. II. Flora 1895, Ergänzungsband p. 195 ff. Daselbst ist auch die ältere Litteratur angeführt.

[3]) Man könnte auch sagen, durch seine Beziehungen zu dem Organsystem, dem es angehört, und das gewissermafsen ein zusammenhängendes Ganze bildet und bei Verletzungen sich möglichst wieder herzustellen sucht. Das Vorhandensein eines „Systems" erschliefsen wir aber eben aus den Korrelationsthatsachen, und es erscheint mir von nebensächlicher Bedeutung, ob man z. B. bei Verletzungen (z. B. beim Abschneiden eines Coniferengipfels) mit Herbst (a. a. O.) die „Alteration des Systems" betonen will oder die direkte Beeinflussung der Organe. Der Einfluls der Entfernung des Gipfels ist eben der, dafs die Stellung des obersten Seitensprosses im „System" eine andere wird, worauf auch seine Wachstums- und Gestaltungsverhältnisse sich verändern.

Korrelation ist entweder eine quantitative oder eine qualitative, ohne dafs sich zwischen beiden eine scharfe Grenze ziehen liefse. Der erstgenannte Fall ist der einfachste, er sei hier zunächst erörtert. Die quantitative Korrelation spricht sich darin aus, dafs entweder die Entwicklung einer Organanlage durch ein anderes Organ ganz unterdrückt oder doch die Gröfse, welche sie erreichen kann, durch Korrelation beeinflufst wird; diese quantitative Korrelation hat man auch als Compensation des Wachstums bezeichnet.

Jeder Pflanzenkörper bildet wohl mehr Organanlagen aus, als er zu entfalten im stande ist, ebenso wie z. B. der weitaus gröfste Teil der Samen, die jährlich entstehen, zu Grunde gehen, sei es, weil sie keine günstigen äufseren Bedingungen für ihre Entwicklung finden, sei es, dafs sie durch andere Organismen im „Kampf ums Dasein" unterliegen. So bleiben auch von den Organanlagen viele unentwickelt, weil die Baumaterialien, die sie zu ihrer Entfaltung bedürfen, anderen zufliefsen, die eine stärkere Anziehung auf sie ausüben können. Als „Kampf" tritt dieser Wettbewerb namentlich bei der Bildung der Fortpflanzungsorgane auf. Die Frucht der Eiche, der Buche, der Linde schliefst je einen verhältnismäfsig sehr grofsen Samen ein. Im Fruchtknoten sind aber eine viel gröfsere Anzahl von Samenanlagen vorhanden, z. B. bei der Eiche 6, bei der Linde 10. Diese sind auch alle offenbar befruchtungs- und entwicklungsfähig, wie schon daraus hervorgeht, dafs gelegentlich auch mehr als eine zum Samen sich ausbildet. Aber meist gewinnt frühzeitig eine einzige Samenanlage das Übergewicht und speichert alle der jungen Frucht zuströmenden Baustoffe in sich auf, während die anderen von ihr in der Entwicklung gehemmt und schliefslich zerdrückt werden. Welche Ursachen die begünstigte Samenanlage bestimmen, ist nicht bekannt, wir wissen also nicht, ob es die zuerst befruchtete ist, oder ob sonstige Faktoren in Betracht kommen.

Noch auffallender sind die Vorgänge bei der Samenbildung mancher Nadelhölzer. Bei der Kiefer sind in der Samenanlage 3—5 befruchtungsfähige Eizellen vorhanden. Nehmen wir an, es würden drei befruchtet, so entstehen also zunächst 3 Embryonen. Jeder von diesen spaltet sich aber noch in vier Teilembryonen, die alle zu vollständigen Embryonen werden können. Man müfste deren also eigentlich 12 im Samen antreffen. Es ist aber später stets nur ein einziger vorhanden, welcher über die anderen die Oberhand gewinnt und sie zum Verkümmern bringt, so dafs man im reifen Samen kaum noch ihre zerdrückten Reste wahrnimmt. Diese Spaltung der Keimanlage ist anscheinend nutzlos. Vielleicht wird sich aber bei genauerer Untersuchung ergeben, dafs die verkümmernden Teilembryonen gewissermafsen die Rolle von Haustorien gespielt, d. h. die Nahrungsstoffe des Endosperms in eine Form übergeführt haben, die dann von dem begünstigten Embryo rasch benutzt werden kann.

Wie innerhalb der Frucht vielfach die einzelnen Samen resp. Embryoanlagen in Wettbewerb treten, so auch die einzelnen Früchte reichblütiger Blüten- oder Fruchtstände. In diesen reicht das Material sehr häufig nicht mehr hin, um die jüngsten, letztgebildeten Blüten am Ende des Blütenstandes zur Entfaltung zu bringen. Obwohl an den meisten derselben alle Organe schon angelegt sind, verkümmern sie, denn die älteren Blüten haben inzwischen schon mit der Fruchtbildung begonnen, sie beanspruchen alle Baustoffe, die sonst den jüngeren Blüten zugeflossen wären. Wenn man die jungen Früchte rechtzeitig entfernt, so kommen die sonst ver-

kümmernden Blüten zur Entwicklung, so bei Borragineen, Oenothera biennis u. a. Diese Korrelation wird um so weniger hervortreten, um so günstiger die Ernährungsbedingungen der Pflanze sind. Erscheinen hier die gewöhnlich zum Verkümmern verurteilten Blüten vom Nützlichkeitsstandpunkt aus als Reserven, die im Fall des Ausbleibens der Befruchtung der älteren Blüten in Thätigkeit treten, so wird man nicht dasselbe sagen können dann, wenn die zuletzt angelegten Blüten von vornherein schon in der Knospe verkümmern, wie bei vielen Gräsern. Diese auf den verschiedensten Entwicklungsstufen verkümmernden Blüten sind, soweit wir bis jetzt einsehen können, gänzlich nutzlose Gebilde.

In der vegetativen Region finden wir gleichfalls Beispiele für die vorübergehende oder dauernde Entwicklungshemmung durch Korrelation. Bei den Bäumen und Sträuchern mit periodischer Entwicklung treiben die Axillarknospen an den diesjährigen Trieben erst im nächsten Jahre aus. Entfernt man die Blätter rechtzeitig, so erfolgt die Entwicklung schon in diesem Jahre, und dasselbe tritt in der Natur bei Pflanzen ein, deren Blätter eine Umbildung resp. Rückbildung erfahren. So bei Berberis, deren zu Dornen umgebildete Blätter beblätterte Kurztriebe in ihren Achseln haben, und bei Pinus, wo die Blätter an den Langtrieben zu Schuppenblättern (Niederblättern) reduziert sind.

Schon DE CANDOLLE [1]) hat die erwähnte Thatsache darauf zurückgeführt, dafs die Blätter den Achselknospen den „Saft" entziehen; analog ist die von WIESNER [2]) vertretene Auffassung, dafs ältere, stärker transpirierende Teile den jüngeren das Wasser entziehen (in diesem Falle also die Blätter ihren Axillarknospen) und dadurch das Austreiben verhindern. Auf dasselbe Verhalten wird auch die Verkümmerung der Sprofsspitzen der Jahrestriebe von Ulmus, Fagus, Carpinus, Tilia u. a. zurückgeführt. Man sieht, wie die Blätter nach den Triebspitzen hin allmählich abnehmen und das Ende der Triebe schliefslich vertrocknet; dafs sich keine Endknospe bildet, wäre also auf die „Absaugung" des Wassers durch die älteren Teile zurückzuführen; ich möchte aber annehmen, dafs dabei auch noch andere Faktoren in Betracht kommen.

Für die Entwicklung der Knospen kommt namentlich auch die Korrelation mit anderen Knospen in Betracht. Man kann an einem noch im Wachstum begriffenen Jahrestrieb auch ohne Entblätterung ein Austreiben der Knospen hervorrufen durch Entfernung der Sprofsspitze, es treiben dann die der Schnittfläche zunächst gelegenen Knospen aus, während, wie schon früher angeführt wurde, die gegen die Basis hin gelegenen in ihrer Entwicklung gehemmt werden, sie bleiben unentwickelt oder werden zu Kurztrieben, auf die unten zurückzukommen sein wird. Dafs die unentwickelt gebliebenen Knospen bei Beschädigung des Baumes durch ihr Austreiben von Nutzen sein können, wurde gleichfalls früher schon betont. Wie vorsichtig manche Pflanzen in dieser Beziehung sind, zeigen z. B. die Keimpflanzen von Juglans regia. Oberhalb der Kotyledonen findet sich hier eine gröfsere Reihe von Knospen übereinander, bis 8 auf jeder Seite, während sonst gewöhnlich über jedem Blatte nur eine Achselknospe angelegt wird. Von diesen zahlreichen Knospen wächst bei ungestörter Entwicklung der Keimpflanze keine einzige zu einem Zweige aus, und nach Verlauf einiger Jahre sind sie

[1]) Physiologie végétale p. 767.

[2]) WIESNER, Der absteigende Saftstrom und dessen physiologische Bedeutung. Botan. Zeitg. 1889 p. 1. Die Litteratur ist in dieser Abhandlung nicht angeführt.

Fig. 110. Keimpflanze von Lathyrus Aphaca. Nur an den beiden untersten Laubblättern ist die Spreite entwickelt. Bei diesen Blättern sind die Nebenblätter viel kleiner als bei den folgenden, bei denen die Blattspreite verkümmert ist (weiter oben wird sie zur Ranke).

nicht mehr sichtbar. Diese Hemmung wird nicht durch ein „Absaugen" des Saftes seitens des Stützblattes der Knospen bedingt, denn die Kotyledonen bleiben hier hypogäisch, sondern dadurch, dafs die Keimpflanze alles ihr zu Gebote stehende Material zur Entwicklung ihrer Endknospe verwendet, welche sich zum Stämmchen verlängert. Wird diese zerstört, solange die erwähnten Seitenknospen noch entwicklungsfähig sind (im ersten oder zweiten Lebensjahr der Pflanze), dann wachsen eine oder einige wenige Seitenknospen zu einem Triebe aus, der die Weiterentwicklung der Keimpflanze sichert. Zahlreiche Fälle von Entwicklungshemmung an vegetativen und an Blütensprossen lassen sich so auf Wachstumskorrelationen zurückführen.

Dasselbe gilt auch für Blätter und Blattteile. Die Gröfse, welche die Blätter erreichen, ist, wenn jedem einzelnen reichliche Nährstoffe zur Verfügung stehen, eine viel bedeutendere, als wenn ein bestimmtes Nährstoffquantum sich auf eine Anzahl Blätter verteilt. Demzufolge zeigen Blätter an Stockausschlägen[1]) eine bedeutendere als ihre sonstige Gröfse, und es treten an denselben vielfach Organe hervor, die an den gewöhnlichen Blättern verkümmert sind. So sind an Stockausschlägen von Robinia Pseudacacia die „Stipellen" (vgl. den speciellen Teil) zu Blättchen entwickelt, und bei denen von Sambucus nigra treten die sonst meist sehr reduzierten Nebenblätter wieder auf.

Lehrreich ist besonders das Verhalten der Nebenblätter mancher Pflanzen. Die Gröfse derselben wird mit bedingt durch die Einwirkung des Blattes, an dem sie stehen. Entfernt man die Blattanlage möglichst frühzeitig, so tritt eine bedeutende Vergröfserung der Nebenblätter ein, wie beistehende Zahlen zeigen mögen. Von zwei in einem Topfe stehenden, aus gleich schweren Samen erwachsenen Pflanzen wurden an der einen die Blätter belassen, bei der andern möglichst frühzeitig entfernt. Die Fläche je eines Nebenblattes betrug

	bei der ersten Pflanze	bei der zweiten
1. Blatt	141 □mm,	239 □mm,
2. „	172 „	561 „
3. „	165 „	920 „

Gelegentlich wurden im Freien mifsbildete Pflanzen gefunden, bei denen die Blätter vollständig verkümmert, die Nebenblätter enorm vergröfsert waren. Der Versuch zeigte uns, dafs der letztere Umstand eine Folge des ersteren ist, und dasselbe

[1]) D. h. also von Sprossen, die sich nach Entfernung des Hauptstammes aus dessen stehen gebliebener Basis entwickelt haben.

werden wir annehmen dürfen bei Lathyrus Aphaca, dessen Blätter zu Ranken umgebildet und in ihrer gewöhnlichen Funktion durch die ungemein vergrößerten Nebenblätter ersetzt sind (vgl. Fig. 110). Nicht bei allen mit Nebenblättern versehenen Pflanzen läßt sich eine solche Korrelation nachweisen, vielleicht deshalb, weil die Nebenblätter früher ihre Wachstumsfähigkeit verlieren, als der experimentelle Eingriff erfolgen kann. Dieser hat z. B. keine Vergrößerung der Nebenblätter zur Folge bei Phaseolus multiflorus u. a.

Daß bei der ungleichen Ausbildung der Teilblättchen zusammengesetzter Blätter wahrscheinlich Korrelationsverhältnisse mit im Spiele sind, wurde früher betont (p. 111). Sicher erwiesen ist eine derartige Abhängigkeit z. B. für die Kotyledonen von Streptocarpus. Diese erreichen sehr ungleiche Größe, der eine bleibt klein, der andere wächst mächtig heran zu einem dem Boden aufliegenden Laubblatt. Wird er frühzeitig entfernt oder sein Wachstum durch Eingipsen gehemmt, so entwickelt sich dafür der andere, sonst zurückbleibende Kotyledon[1]).

Daß die Größe, welche ein Blatt erreicht, auch durch die Korrelation zu Sprofsachsen bedingt sein kann, zeigt, wie ich früher hervorhob (S. I p. 236), das Verhalten mancher Schlingpflanzen, bei denen die rasche und starke Verlängerung der Internodien eine vorübergehende oder dauernde Hemmung der Blattentwicklung bedingt. Auch das Kleinbleiben der Blätter etiolierter Sprosse ist, wenigstens in manchen Fällen, keine direkte Lichtwirkung. Läßt man an Sprossen von Phaseolus multiflorus, deren oberer Teil in einen dunklen Raum eingeführt wurde, nur ein Blatt stehen und entfernt frühzeitig alle Sprofsvegetationspunkte, so erreicht das Blatt im Dunkeln dieselbe Größe, wie die am Lichte befindlichen[2]).

Es ist sehr wahrscheinlich, daß ähnliche Korrelationen auch in der Blüte zwischen den Blattgebilden bestehen. Wenn wir sehen, daß bei den als Schauapparate dienenden Randblüten vieler Compositen, ferner von Viburnum Opulus, Hydrangeaarten, die Blumenkrone (resp. bei Hydrangea der Kelch) mächtig vergrößert ist, die Staubblätter und Fruchtblätter aber funktionslos geworden sind oder ganz fehlen, so ist es außerordentlich wahrscheinlich, daß hier ein direktes Kompensationsverhältnis vorliege, d. h. daß das Wachstum der Blumenkrone die Verkümmerung der Sporophylle bedingt. Experimentell erwiesen ist diese Kompensation freilich nicht, aber sie liegt sehr nahe, zumal auch sonst ähnliche Fälle sich finden. Namentlich gehört dahin das Verkümmern ganzer Blüten, wie wir es bei Muscari comosum, Celosia cristata (der fasciierten Gartenform), dem Blumenkohl u. a. finden. An den Blütenständen von Muscari comosum z. B. sind die oberen Blüten der Inflorescenz zum Schauapparat ausgebildet, ihr Stiel ist viel länger als bei den unteren unscheinbaren und blau gefärbt. Die Sporophylle der Blüten sind auf verschiedener Entwicklungshöhe verkümmert, wohl in-

---

[1] F. Hering, Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachsens. Pringsh. Jahrb. XXIX p. 142.

[2]) Jost, Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. Pringsh. Jahrb. Bd. XXVII Heft 3. Vgl. ferner betreffs der Etiolierungserscheinungen Godlewski, Zur Kenntnis der Ursachen der Formänderung etiolierter Pflanzen. Botan. Zeitg. 1878 p. 81 ff. Beim Tabak wird durch Entgipfeln und durch Entfernung der Seitentriebe die Größenentwicklung der Blätter bei der Kultur gefördert. Vgl. z. B. Wollny, Untersuchungen über künstliche Beeinflussung der inneren Wachstumsursachen. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik VIII. Bd. 2. Heft.

folge der Ausbildung des Stieles zum Schauapparat. Ebenso finden wir in den Inflorescenzen des Blumenkohls, in denen die Blütenstiele abnorm fleischig verdickt sind, und in denen von Celosia, deren Inflorescenzachsen bandförmig verbreitert sind, zahlreiche verkümmerte Blüten neben normal ausgebildeten. Die Liste ließe sich fortsetzen (erwähnt sei auch Rhus Cotinus), aber da kein experimenteller Beleg vorliegt, so handelt es sich doch nur um — allerdings sehr wahrscheinliche — Vermutungen, ebenso wie bei den samenlosen Früchten von Ananas und Bananenkulturformen nicht nachgewiesen ist, ob die Verkümmerung der Samen durch die gesteigerte Entwicklung des Fruchtfleisches bedingt wird.

Die zuletzt erwähnten Fälle leiten uns über zu den Beziehungen, welche zwischen den Blüten resp. den Fortpflanzungsorganen im allgemeinen und den vegetativen Teilen obwalten. Einerseits läßt sich in vielen Fällen zeigen, daß mit der Bildung der Fortpflanzungsorgane oder ihrer Produkte eine Hemmung der vegetativen Entwicklung verbunden sein kann (Absterben der Farnprothallien nach Erzeugung eines Embryo, einjähriger Pflanzen infolge der Blüten- resp. Samenbildung); andererseits kann unter Umständen, unter denen die vegetativen Organe üppig sich entwickeln, die Bildung der Fortpflanzungsorgane unterdrückt werden, während eine Wachstumshemmung die Bildung der letzteren hervorruft.

Es sind auf diesem Gebiete eine Reihe von Erfahrungen gesammelt worden[1]), die hier zusammenzustellen nicht meine Absicht ist, da dies wohl passender in einer Physiologie der Fortpflanzung geschieht. Einige wenige Beispiele seien indes angeführt.

Daß Wachstumshemmung die Blütenbildung begünstigt, tritt, wie ich früher schon anführte, namentlich bei Coniferen hervor; verpflanzte Fichten z. B. gelangen viel früher zur Blütenbildung — die dann aber meist nicht zur Fruchtbildung führt —, als dies normal der Fall ist, und ganz ähnliche Erscheinungen habe ich bei Thuya occidentalis beobachtet; auf schlechten Boden verpflanzte Exemplare bedeckten sich über und über mit Blüten. Analoge Erscheinungen sind in der gärtnerischen Praxis längst bekannt. Auch bei einjährigen Pflanzen wird das Stadium der Blütenbildung unter sonst gleichen Verhältnissen langsamer erreicht, wenn sie in gut gedüngtem, eine üppige Vegetation ermöglichendem Boden stehen, als wenn sie nur wenig Nahrung zur Verfügung haben; die Nahrung wirkt (um ein modernes Schlagwort zu gebrauchen) als Reiz, welcher eine längere vegetative Entwicklung „auslöst", die dann natürlich auch eine reichlichere Samenbildung ermöglicht[2]).

Wenn bei Pflanzen keine Fortpflanzungsorgane gebildet werden, aber üppiges vegetatives Wachstum eintritt, so kann das letztere die Ursache der Unterdrückung der Fortpflanzungsorgane oder die Folge davon sein. Beides kommt vor. In ersterer Hinsicht habe ich auf das Verhalten mancher Wasserpflanzen hingewiesen, die, wie Marsiliaarten, Riccia fluitans u. a., ihre Fortpflanzungsorgane auch dann nicht ausbilden, wenn die äußeren Verhältnisse günstig dafür wären; sobald sie als Landpflanzen wachsen, tritt die üppige vegetative Entwicklung mehr zurück, und die Fortpflanzungsorgane entstehen normal. Wie H. Müller[3])

[1]) Betreffs der niederen Pflanzen vgl. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

[2]) Vgl. auch das p. 122 Gesagte.

[3]) Beitrag zur Erklärung der Ruheperiode der Pflanzen. Landwirtsch. Jahrb. 1886.

annimmt, wäre auch die Thatsache, dafs an bei höherer Temperatur getriebenen Pflanzen die Blüten nicht selten „stecken bleiben", dadurch bedingt, dafs die beblätterten Triebe den Blütenknospen die Nahrung entzögen. Ganz ähnliche Erscheinungen sind es jedenfalls, welche bei manchen Pflanzen die Verhinderung des Samenansatzes bedingen. Ein solcher findet bei Lilium candidum fast nie statt, bei anderen mit vegetativer Vermehrung ausgerüsteten Pflanzen, wie Ranunculus Ficaria, selten. Wie schon K. Gesner vor mehr als zweihundert Jahren gefunden hatte[1]), tritt bei Lilium an abgeschnittenen Blütenstengeln Samenansatz ein. Hier ist derselbe also gewöhnlich dadurch verhindert, dafs die Baustoffe, welche sonst zur Samenbildung verwandt werden, in die Zwiebel strömen, wo sie zur Bildung von Brutzwiebeln — also ungeschlechtlichen Vermehrungsorganen — Verwendung finden. Auch bei Lachenalia luteola fand Lindemuth[2]) trotz künstlicher Bestäubung keinen Samenansatz, konnte einen solchen aber an abgeschnittenen Blütenstengeln erzielen, und dasselbe soll nach van den Born bei Ranun. Ficaria der Fall sein[3]).

Der entgegengesetzte Fall, dafs die Unterdrückung der Fortpflanzungsorgane (oder eine unvollkommene Ausbildung derselben) das Primäre ist, die Steigerung vegetativer Entwicklung das Sekundäre, findet sich z. B. bei manchen gefüllt blühenden Pflanzen. In der Umgebung Münchens kommt Cardamine pratensis in grofser Menge gefüllt blühend vor. Die Pflanzen vermehren sich massenhaft durch Brutknospen, die selbst aus den Spitzen der gefüllten Blüten sich entwickeln, dadurch hat diese Form, welche die Samenbildung ganz eingebüfst hat[4]), teilweise die normale, samenbildende verdrängt, was allerdings wohl nur in einem so regenreichen Klima wie dem der oberbayerischen Hochebene möglich sein dürfte. Auch der von mir beschriebene Fall[5]), dafs bei Isoëtis lacustris unter bestimmten Umständen die Sporangienbildung unterdrückt wird, dürfte hierher gehören. Ebenso werden an den alternden Prothallien von Doodya caudata die Geschlechtsorgane abnorm, und nun tritt apogame Sprossung ein, und vielleicht ist auch in anderen derartigen Fällen dies der Vorgang gewesen.

Von den qualitativen Beeinflussungen durch Korrelation seien hier zunächst die Richtungsverhältnisse genannt. Dieselben sind bedingt einmal durch die Reaktion auf äufsere Reize (Geotropismus etc.), hauptsächlich aber auch durch Korrelation. Namentlich ist eine solche vorhanden, wenn an einer orthotropen Hauptachse plagiotrope Seitenachsen entspringen. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Wurzeln. Es wurde schon bei Besprechung der Regeneration erwähnt, dafs die Entfernung der Spitze der Hauptwurzel in vielen Fällen das Wachstum der Seitenwurzeln beeinflufst. Die der Schnittfläche nächste stellt sich in die Verlängerung der Hauptwurzel und nimmt damit deren Eigenschaften an, d. h. Wachstums- und Verzweigungsfähigkeit werden ge-

[1]) Vgl. Jost, Botan. Zeitung 1897 II p. 17 ff.

[2]) Über Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst sterilen Pflanzenarten. Ber. der D. botan. Gesellsch. 14. Bd. 1896 p. 244.

[3]) M. van den Born a pu faire fructifier le Lis blanc et la Ficaire en enlevant au premier les écailles du bulbe, à la seconde ses petits tubercules basilaires. Belgique horticole 1863 p. 226.

[4]) Auch bei der Normalform können sich Adventivsprosse auf den Blättern bilden; beim Wegfall der Samenbildung ist dazu aber eine gröfsere Menge von Baumaterial verfügbar.

[5]) Über Sprofsbildung auf Isoëtesblättern. Botan. Zeitung 1879 p. 1.

steigert, die frühere Seitenwurzel wird zur Grundlage für die weitere Gliederung des Wurzelsystems.

Für Sprofssysteme bieten die Nadelhölzer die lehrreichsten Beispiele. Die dorsiventrale Ausbildung der Seitenäste bei den Fichten wurde oben geschildert. Sie ist aber nur eine durch den plagiotropen Wuchs induzierte, und dieser wird durch Korrelation bedingt. Denn schneidet man die Spitze des Hauptsprosses ab, so richtet sich der nächste Seitensprofs (zuweilen auch mehrere) auf, vorausgesetzt, dafs er noch nicht zu alt war. Die neu zuwachsenden Teile nehmen dann eine radiäre Ausbildung an, ganz der, wie sie für den Hauptsprofs charakteristisch ist. Dabei ist zu berücksichtigen, dafs die den Seitenästen durch ihren plagiotropen Wuchs aufgeprägte Dorsiventralität bei den einzelnen Formen gewissermafsen verschieden festsitzt. Bei Tannen ist der Gipfelersatz durch einen Seitensprofs weniger leicht als bei Fichten (wie es scheint, gelingt er um so besser, je kräftiger das betreffende Exemplar und je jünger der Seitensprofs ist). Wenn der Seitensprofs sich nicht aufrichtet, so treten eine oder mehrere radiäre Triebe an seiner Basis auf, von denen einer den Gipfel ersetzt. Ganz ausgeschlossen ist der Übergang eines dorsiventralen Seitensprosses in einen Hauptsprofs bei den Araucarien. Es sind die Seitensprosse hier in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur in einer Ebene verzweigt, und nach dem bis jetzt Bekannten scheint es, dafs ihnen ihre Eigenschaften von vornherein aufgeprägt werden. Nach dem für Phyllanthus oben Mitgeteilten (p. 84) wäre es freilich auch bei Araucaria möglich, dafs dem Vegetationspunkt der Seitensprosse die Dorsiventralität nur früher und fester induziert wird als sonst, ganz junge Seitensprosse also vielleicht auch hier zum Gipfelersatz befähigt sind. Auch die Kurztriebe der Kiefernarten können auf diese Weise veranlafst werden, sich zu Langtrieben umzubilden, und Ähnliches gilt für andere Fälle.

Ein besonders plastisches Material liefern die Kartoffeln, an den schon Knight eine Anzahl sehr interessanter Experimente ausführte. Die Kartoffelknollen sind zu Reservestoffbehältern umgebildete unterirdische Seitensprosse. Ihre Umbildung erfolgt unter dem Einflusse der in den Blättern gebildeten, nach abwärts wandernden Stoffe. Schneidet man von einer Kartoffelpflanze, ehe die Knollenbildung begonnen hat, die oberirdischen Sprosse ab, so wachsen die unterirdischen zu über den Boden tretenden Laubsprossen aus. Sie sind nichts anderes als Laubsprosse, welche durch ihre Stellung im ganzen Sprofssystem zu unterirdischem Leben genötigt und später durch eine weitere stoffliche Beeinflussung von seiten der oberirdischen Laubsprosse zu Knollen umgebildet werden. Fällt diese doppelte Beeinflussung weg, so nehmen sie ihren ursprünglichen Charakter wieder an und ersetzen zugleich die verloren gegangenen Organe.

Man kann auch oberirdische Sprosse, wie Knight gezeigt hat, zur Knollenbildung veranlassen. Es geschieht dies, indem man die unterirdischen Ausläufer früh entfernt, oder ihre Verbindung mit den oberirdischen Teilen beeinträchtigt. Knight giebt sogar an, dafs es ihm gelungen sei, die Bildung der Knollen an der Spitze von oberirdischen Sprossen zu veranlassen, den Punkten also, welche von dem Orte der normalen Knollenbildung am weitesten entfernt sind[1]). Für die Knollen-

[1]) Vgl. auch de Candolle, Pflanzenphysiologie I p. 130 und Vöchting, Über die Bildung der Knollen. Bibl. bot. Heft 4. Cassel 1867.

bildung kommt übrigens weiter in Betracht, dafs sie durch Lichtmangel begünstigt wird.

Ganz ebenso wie die Knollenbildung verhält sich auch die der Zweigdornen, bei denen sich die Sprossachse unter Verkümmerung der Blätter und Aufhören des Längenwachstums zu einem Dorn gestaltet. Schneidet man den Ast, dessen Seitenknospe sich bei normaler Vegetation zu einem Dorn entwickelt hätte, ab, so wird sie zu einem gewöhnlichen Laubsprofs, nicht zu einem Dorn.

Korrelationserscheinungen sind in einer Anzahl von Fällen auch als mafsgebend für die Gestaltung der Blätter erkannt. Die Sporophylle von Gefäfskryptogamen werden im speciellen Teile besprochen werden. Hier sei nur erwähnt, dafs sie von den Laubblättern vielfach abweichen in Gestalt, Gröfse und Richtung. Diese Abweichungen sind der Hauptsache nach direkt bedingt durch das Auftreten der Sporangien[1]) an den Sporophyllen. Diese stimmen ursprünglich ganz mit den Laubblattanlagen überein, das Auftreten der Sporangien bedingt die von der anderer Laubblattanlagen abweichende Entwicklung. Dafs eine solche Korrelation stattfindet, kann man schon durch vergleichende Beobachtungen sicher erschliefsen (vgl. die von mir in der „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte" angeführten Thatsachen).

Dazu kommt der an Onoclea Struthiopteris geführte experimentelle Beweis[2]). Durch Wegnahme der Laubblätter kann man die Sporangienbildung ganz oder teilweise verhindern und die Sporophyllanlagen zur Ausbildung als Laubblätter nötigen[3]). Ganz so ist es bei den Knospenschuppen. Diese, als Schutzorgane für die Knospen während deren Ruheperiode dienend, weichen von den Laubblättern derselben Pflanze an Gestalt und Gröfse nicht bedeutend ab, sie haben auch, wo die Laubblätter reich gegliedert sind, doch nur die Gestalt einfacher Schuppen, welche für ihre Aufgabe, den Knospen als „Decken" zu dienen, die geeignetste ist. Die Umbildung der Laubblattanlagen zu Knospenschuppen findet auf dreierlei Art statt: meist geht die Knospenschuppe hervor aus dem basalen Teile der Blattanlage, dem Blattgrunde, während die Spreitenanlage verkümmert, der Stiel nicht gebildet wird, oder es verkümmert die Spreitenanlage und die Nebenblätter entwickeln sich zu Knospenschuppen, oder endlich das ganze Blatt wird zur Knospendecke umgebildet. In allen drei Fällen liefs sich nun zeigen, dafs man die Umbildung zur Knospenschuppe verhindern kann. Es geschah dies dadurch, dafs die eigentlich für das nächste Jahr bestimmten Knospen

---

[1]) Diese Beeinflussung tritt natürlich vielfach schon sehr früh ein; ehe die Sporangien als solche sichtbar sind, treten schon die stofflichen Veränderungen ein, die zur Bildung derselben führen, und schon diese Veränderungen können die Gestaltung der Blattanlage beeinflussen.

[2]) Goebel, Über künstliche Vergrünung von Farnsporophyllen. Ber. der D. botan. Gesellsch. Bd. V 1887. Abbildung in Annals of botany Vol. VI Pl. XXII.

[3]) Eine Korrelation findet zwischen der Sporangienbildung und der Ausbildung der Blätter (und der ganzen, mit Sporophyllen besetzten Sprosse) auch bei den Selaginellen statt. Ich habe bei Selaginella Lyalli früher darauf hingewiesen, dafs Sporangienähren (in denen die Blätter anders ausgebildet sind als die vegetativen) sich unter Verkümmerung der Sporangien zu vegetativen Sprossen weiter entwickeln können. Behrens hat neuerdings (Über Regeneration bei Selaginella. Flora 84. Bd. p. 159) gezeigt, dafs dies regelmäfsig erfolgt, wenn man Sporangienstände als Stecklinge benutzt. Er meint, dafs das Auswachsen der Sprofsspitze hier das Verkümmern der Sporangien bedinge. Mir scheint es aber näher liegend, anzunehmen, dafs durch das Abschneiden eine Störung in der Ausbildung der Sporangien eintreten mufste, welche dem Sprofs dann die vegetative Weiterentwicklung gestattete.

schon im Jahre ihrer Anlegung zum Austreiben gebracht wurden. Je nach dem Zeitpunkt, in welchem dies geschah, bildeten sich dann statt der Knospendecken Laubblätter oder, wenn die Umbildung schon begonnen hatte, Mittelbildungen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern aus.

Als letztes Beispiel sei erwähnt, dafs man die Umbildung der Blattfiedern der Erbse zu Ranken gleichfalls öfters verhindern kann, wenn man die andern Blätter entfernt. Alle diese Thatsachen, denen sich andere anreihen liefsen, zeigen, dafs Korrelationen bei der Organbildung eine wichtige Rolle spielen, sie kommen jedenfalls in noch viel ausgedehnterem Mafse in Betracht, als wir nach unserer jetzigen beschränkten experimentellen Erfahrung wissen. Zugleich sind die hier kurz angeführten Thatsachen namentlich auch deshalb wichtig, weil sie Belege für die oben dargelegte Auffassung des Vorgangs der Umbildung darstellen.

II. Beeinflussung durch äufsere Reize.

Die Art und Weise, wie die Organbildung einer Pflanze, von der Eizelle ausgehend, sich abspielt, ist bedingt durch die besonderen Eigenschaften der lebenden Substanz der Eizelle. Es wurde aber schon bei Besprechung der Jugendzustände, der Symmetrieverhältnisse und der Mifsbildungen darauf hingewiesen, dafs äufsere Einwirkungen die Art und Weise der Gestaltung beeinflussen können. Sie wirken, indem sie die Gestaltungsfähigkeit der Pflanze beeinflussen, als Reize, deren Wirkung von der Reaktionsfähigkeit der betreffenden Pflanze abhängt. Diese Reaktionsfähigkeit kann sich im Laufe der Einzelentwicklung ändern (vgl. das über die Rückkehr zur Jugendform p. 149 Gesagte). Ein kräftig wachsender Trieb von Bryopsis (vgl. unten) verhält sich ferner bei der Umkehrung der ganzen Pflanze anders als ein weniger kräftiger, letzterer erfährt eine Umbildung, ersterer nicht. Auch die phylogenetische Entwicklung des Pflanzenreichs ist, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann, offenbar zurückzuführen einmal auf innere, in der Beschaffenheit der lebenden Substanz begründete Ursachen und auf die Einwirkung äufserer Faktoren. Diese letztere ist in manchen Fällen eine direkte, jetzt noch wahrnehmbare, in andern eine, wie wir annehmen dürfen, erblich gewordene, und dann nur durch Analogieschlüsse erkennbar. Wenn wir z. B. sehen, dafs die chlorophyllhaltigen Luftwurzeln mancher Orchideen die Abflachung auf der Lichtseite nur unter dem Einflufs des Lichtes gewinnen, bei andern aber auch im Dunkeln, dafs ferner die Dorsiventralität mancher Organe direkt von äufseren Faktoren beeinflufst wird, in andern eine erbliche ist, so liegt wenigstens die Vermutung sehr nahe, dafs auch in diesen Fällen die Organbildung ursprünglich durch äufsere Reize beeinflufst, dann aber erblich geworden sei. Die grofse Übereinstimmung, welche die Gestaltung der Pflanzen schliefslich doch in den verschiedensten systematischen Gruppen zeigt, drängt ferner zu dieser Annahme.

Die Abhängigkeit der Organbildung von äufseren Faktoren trägt vielfach den Charakter der Nützlichkeit an sich, sie erscheint zweckmäfsig. Wenn z. B. die Keimlinge mancher Lebermoose und Farne bei schwachem Lichte fadenförmig sind, bei stärkerer Lichtintensität zu Zellflächen werden, so ist ohne weiteres klar, dafs die erstere Eigentümlich-

keit ihnen gestattet, in günstigere Beleuchtungsverhältnisse zu kommen, die zweite, eine intensivere Assimilationsthätigkeit zu entfalten. Indes ist wohl anzunehmen, dafs die Organismen von Anfang in ihrer Organbildung abhängig waren von äufseren Faktoren, und dafs nur diejenigen dieser Abhängigkeitsverhältnisse durch Überleben des Passendsten sich erhalten haben, welche zweckmäfsig waren. Dies scheint mir namentlich auch daraus hervorzugehen, dafs vielfach der Faktor, welcher ein bestimmtes Verhältnis der Organbildung bedingt, gar nicht derjenige ist, an welchen dasselbe „angepafst" ist. Ich habe früher auf solche Beispiele hingewiesen: die Archegonien der Farnprothallien entstehen auf der Schattenseite. Dies ist an sich eine für die Funktion der Archegonien ganz gleichgiltige Thatsache, denn in zahlreichen andern Fällen entstehen sie auf der Lichtseite eines dorsiventralen Thallus (Pellia u. a.) oder sind ringsum gleichmäfsig verteilt (Lycopodiumprothallien, Archegoniophore der Trichomonesprothallien etc.). Bei den Farnprothallien aber ist die Stellung auf der Schattenseite vorteilhaft, weil sie dort am besten die Wassertropfen finden, die zur Öffnung und zur Befruchtung der Archegonien notwendig sind.

Eine weitere Eigentümlichkeit, auf die hier hingewiesen werden mufs, ist die, dafs ein und dasselbe Gestaltungsverhältnis durch verschiedene äufsere Einwirkungen hervorgerufen werden kann. Die beweglichen Entwicklungsstadien (Schwärmer, Amöben, Plasmodien) der Myxomyceten z. B. haben die Fähigkeit, in Ruhezustände überzugehen, die ihrer Gestaltung nach von den ersteren verschieden sind. Der Anstofs, der diese Änderung bedingt, kann durch langsames Austrocknen gegeben sein, aber offenbar auch durch andere äufsere Verhältnisse, wie ungünstige Ernährungsbedingungen. Dementsprechend konnte ich bei einer phanerogamen Wasserpflanze, Myriophyllum, nachweisen[1]), dafs die eigentümlichen Ruhezustände, die sonst am Ende der Vegetationsperiode als Überwinterungsknospen — den Sklerotien der Pilze entsprechend — entstehen, auch zu jeder anderen Zeit durch Hunger hervorgerufen werden können. Diese Pflanzen reagieren also offenbar auf jede ungünstige äufsere Beeinflussung dadurch, dafs sie in einen Ruhezustand übergehen, vorausgesetzt, dafs die nötigen Baustoffe zur Bildung derselben vorhanden waren. Ähnlich verhält es sich offenbar auch mit der Sporenbildung der Bakterien.

Auch das Auftreten von „Rückschlagssprossen", welche die einfacheren, bei der Keimung zunächst auftretenden Gestaltungsverhältnisse zeigen, wird bei manchen Pflanzen durch verschiedene, die Vegetation ungünstig beeinflussende Bedingungen herbeigeführt, so das Wiederauftreten der Jugendblattform bei Sagittaria natans, Veronica cupressoides u. a. (vgl. oben p. 149).

Die Art und Weise der Beeinflussung der Organbildung kann eine verschiedene sein, im einfachsten Falle handelt es sich um eine richtende Wirkung. So bei dem Auftreten von Wurzeln auf der dem Lichte abgekehrten Seite u. a., Erscheinungen, die sich freilich durchaus nicht scharf trennen lassen von denen, wo die Art und Weise der Ausbildung, nicht nur die Stellung eines Organes äufserer Beeinflussung unterliegt. Namentlich ist noch zu erwähnen, dafs diejenigen äufseren Bedingungen, unter denen normal sich die Lebensthätigkeit eines Organes vollzieht, auf die es, kürzer gesagt, „gestimmt" ist, oft auch als Reize

[1]) S. II p. 360.

das Auftreten desselben hervorzurufen pflegen. Die gewöhnlichen Wurzeln leben bei Lichtabschlufs in feuchtem Substrat: Lichtabschlufs und Feuchtigkeit rufen auch Wurzelbildung hervor, analoge Fälle werden sich den im folgenden angeführten mehrfach entnehmen lassen.

A. Einfluſs der Schwerkraft.

Dem Einfluſs der Schwerkraft schrieb namentlich Hofmeister (Allg. Morphologie § 25) eine bedeutende Rolle für die Gestaltungsverhältnisse zu. Er führte darauf zurück u. a. die dorsiventrale Ausbildung der Seitensprosse mancher Pflanzen[1]), die Blattgestaltung der plagiotropen Begoniasprosse u. a. Es kann jetzt keinem Zweifel mehr unterliegen, daſs die Bedeutung der Schwerkraft als „formativer Reiz" bedeutend überschätzt wurde, es kann in dieser Beziehung auf das Kapitel über Symmetrieverhältnisse und die Besprechung der Lichtwirkung verwiesen werden, wo auch das, was über das Zustandekommen der Anisophyllie bekannt ist, besprochen wird. Immerhin ist die Schwerkraft in einer Anzahl von Fällen teils für die Anordnung, teils für die Ausbildung der Organe von Bedeutung.

1. Orientierende Einwirkung.

Eine solche wurde vermutet betreffs der Organbildung am Embryo der Gefäſskryptogamen, namentlich der Filicineen. Aus der befruchteten Eizelle gehen hier hervor: der Stammscheitel (nach oben), die Wurzel (nach unten), ein oder zwei „Kotyledonen" und ein als „Fuſs" bezeichnetes Haustorium. Es hat sich aber gezeigt, daſs die Orientierung dieser Teile lediglich durch innere Ursachen, die Lage des Embryos im Archegonium bestimmt wird, zur Schwerkraft also nicht in Beziehung steht und ebensowenig zum Licht[2]). Denn wenn man Prothallien, die auf Wasser schwimmen, von unten beleuchtet, so treten die Archegonien, die sonst auf der Unterseite stehen, auf der Oberseite auf, die in ihnen entstandenen Embryonen haben aber trotzdem dieselbe Anordnung ihrer Organe wie sonst. Nur in ganz beschränktem Maſse nahm Leitgeb[3]) an den Embryonen von Marsilia einen orientierenden Einfluſs der Schwerkraft wahr. „Die Lage der ersten Teilungswand im Embryo von Marsilia ist insoweit eine ganz bestimmte, und von äuſseren Verhältnissen unabhängige, als sie in jedem Falle die Archegonachse in sich aufnimmt; es ist dieselbe aber um die letztere drehbar, und nimmt, sobald die Archegonachse aus der Vertikalen heraustritt, die Lage ein, daſs der

[1]) Sachs (Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl., p. 212) hat gezeigt, daſs für die dorsiventralen Seitensprosse einiger Holzpflanzen (Cercis, Corylus) ein unmittelbarer Einfluſs der Schwerkraft auf die Anordnung der Knospenteile ausgeschlossen ist.

[2]) Vgl. Heinricher, „Beeinflust das Licht die Organbildung am Farnembryo?" Mittlgn. a. d. botan. Inst. zu Graz 2. Heft. Jena 1888.

[3]) Leitgeb, Zur Embryologie der Farne. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1878. Ferner: Studien über Entwicklung der Farne ibid. LXXX. Bd. 1879. — Wie aus den oben mitgeteilten Thatsachen hervorgeht, spielen also äuſsere Kräfte bei der Organdifferenzierung an befruchteten Eizellen von Gefäſskryptogamen keine oder nur eine ganz untergeordnete Rolle; maſsgebend ist die Lage der Eizellen innerhalb der weiblichen Organe. Dasselbe gilt für die Eizellen höherer Pflanzen; stets entsteht die Wurzel an der Anheftungsseite der Eizelle an den Embryosack, gleichgiltig, ob dieselbe oben oder unten liegt (in Beziehung zum Horizont). Offenbar hängt dies damit zusammen, daſs diese Eizellen eben immer eingeschlossen bleiben; bei den ins Freie entleerten der Fucaceen spielen, wie unten kurz zu erörtern sein wird, äuſsere Kräfte eine Rolle für die polare Differenzierung.

Embryo in eine obere, zenithwärts gekehrte Stamm-(epibasale)Hälfte und eine untere, Fufs und Wurzel bildende (hypobasale) zerlegt wird.“ Die Makrosporen keimen in annähernd horizontaler Lage (Fig. 111); die Orientierung, die soeben angeführt wurde, bedingt also, dafs der Stammscheitel *s* in jedem Falle nach oben kommt, die Wurzel nach unten; es werden dadurch Krümmungsbewegungen vermieden, die bei anderer Orientierung eintreten müfsten. Die erste Wand ist die in der Figur (welche einen schon längst aus vielen, aber, abgesehen vom Stammscheitel, nicht eingezeichneten Zellen bestehenden Embryo darstellt) mit *1 1* bezeichnete. Die Makrosporen sind ja drehbar, bei den isosporen Farnen dagegen ist das Prothallium am Boden befestigt. Die gegenseitige Lage der Teile ist auch beim Marsilia-Embryo nicht verschiebbar, der „Fufs“ (*f*) ist stets — wie dies ja seiner Funktion entspricht — der mit Reservestoffen versehenen Spore zugekehrt, der Kotyledon und die Wurzel stets ihr abgekehrt. Wenn die Archegonachse (was aber in der Natur nicht

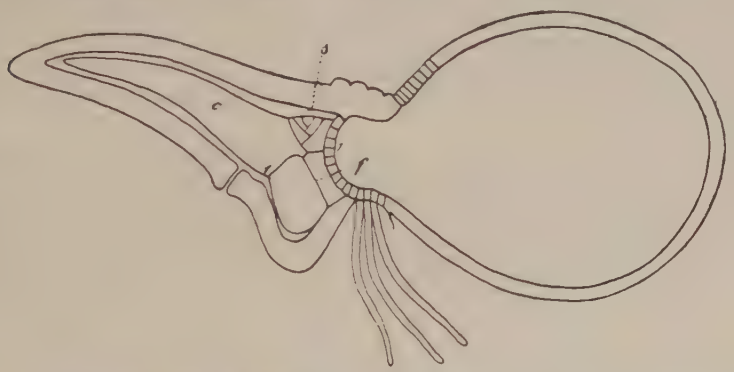


Fig. 111. Längsschnitt durch eine gekeimte Makrospore von Marsilia (halbschematisch). Rechts die Makrospore, links hat sich ein Prothallium entwickelt, das einen Embryo erzeugt hat. Der Archegonienhals ist schief nach unten gekehrt. Der Embryo ist schon vielzellig und zeigt Kotyledon (*c*), Stammscheitel (*s*), Fufs (*f*) und Wurzel. Die erste, in der befruchteten Eizelle auftretende Teilungswand ist noch erkennbar, sie ist mit *1 1* bezeichnet.

vorkommt) senkrecht nach oben oder nach unten gekehrt ist, so übt die Schwerkraft natürlich gar keine Wirkung aus. Auch bei Prothallien isosporer Farne nimmt Leitgeb in den ersten Entwicklungsstadien eine Schwerkraftswirkung an. Bei Ceratopteris z. B. ist die Zellfläche des jungen Prothalliums vertikal, die zweischneidige Scheitelzelle bildet Segmente abwechselnd zenithwärts und endwärts; die Dorsiventralität ist noch nicht vorhanden. Mir scheint es aber zweifelhaft, ob hier nicht andere Faktoren (Hydrotropismus etc.) beteiligt sind.

Augenfälliger ist die orientierende Schwerkraftswirkung an den Sprossen höherer Pflanzen[1]). Die flachstengligen Opuntien, z. B. O. ficus indica, bilden ihre Seitensprosse vorwiegend an den Gipfelteilen der älteren Glieder, und zwar hauptsächlich aus den schmalen Kanten. Dafs diese Förderung der Sprofsbildung im obern Teile eine Schwerkraftswirkung ist, zeigt die Thatsache, dafs an geneigt stehenden Opuntiengliedern

[1]) Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandl. II p. 1159 ff. Vgl. auch Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 2. Aufl.

neue Sprosse auch auf der nach oben gekehrten flachen Seite auftreten, was aber erst nach längerer Einwirkung geschieht. Auch bei den der Erde aufliegenden Sprossen von Echinocereus cinerascens fand ich die Seitensprosse nur auf der Oberseite auftreten.

Ähnlich verhalten sich die Knollen von Tladiantha, einer Cucurbitacee. Sie entstehen als Anschwellungen der dünnen Wurzelfäden und bilden in dem Jahre nach ihrer Entstehung Adventivsprosse, welche über den Boden treten. Diese entstehen nun, wie Sachs fand, ausschliefslich an der während ihrer Entstehung oben (zenithwärts) liegenden Seite der Knolle. Aufserdem ist vermöge einer „inneren Disposition" das „akroskope" (nach der Wurzelspitze hin gerichtete) Ende der Knolle bevorzugt (entgegen dem sonst bei der Sprofsbildung an Wurzelstücken auftretenden Verhalten [vgl. S.]). Es wirken hier also zweierlei Ursachen zusammen, welche den Entstehungsort der adventiven Sprofsvegetationspunkte bestimmen: „innere Ursachen" — gegeben offenbar durch die Richtung der Stoffwanderung — bewirken, dafs das „akroskope" Ende der Knolle vorwiegend zur Knospenbildung geeignet ist — wie ja auch an den Sprofsknollen der Kartoffeln das apikale Ende bevorzugt ist —, während gleichzeitig die Einwirkung der Schwere es bedingt, dafs die Knospen auf der dem Erdcentrum abgewendeten Seite der Knolle entstehen.

Dieser Fall kann uns überleiten zur Betrachtung der Einwirkung der Schwerkraft bei den Regenerationsvorgängen (vgl. p. 37 ff.).

Der einfachste Fall ist derjenige, in welchem die Regeneration erfolgt bei einem abgeschnittenen, weder mit Sprofs- noch mit Wurzelanlagen versehenem Sprofsstück, z. B. den langen Internodien eines Pappelzweiges. Es bildet sich unter günstigen äufseren Verhältnissen infolge des Wundreizes zunächst an beiden Schnittflächen eine Gewebewucherung, ein Callus. Das weitere Verhalten möge nach den Untersuchungen von Tittmann[1]) kurz geschildert werden. Die Versuche wurden mit Populus pyramidalis und P. nigra angestellt. Die Neigung abgeschnittener Sprofsstücke dieser Pflanzen zur Wurzelbildung ist offenbar keine grofse. Die Callusbildung ist von der Schwerkraft ganz unabhängig. Aufrecht stehende Stecklinge bilden am apikalen Ende einen mächtigen Callus, der viele Adventivsprosse erzeugt, das basale Ende bleibt entweder ohne Neubildungen oder erzeugt Wurzeln. Dies entspricht dem gewöhnlichen Verhalten bei der Regeneration, welches, wie wir oben gesehen haben, offenbar durch die Richtung der Stoffwanderung in der unverletzten Pflanze wesentlich mit bedingt wird. Sprosse entstehen also vermöge dieser „inneren Disposition" an dem apikalen Ende. Aber auch äufsere Kräfte wirken dahin, dafs Sprosse an dem obern, Wurzeln an dem untern Ende entstehen. Dies zeigt sich bei umgekehrt (mit dem apikalen Ende nach unten) in den Sand eingesetzten Stücken. Die Callusbildung war an dem basalen (freien) Teile bevorzugt und es entstanden etwa bei der Hälfte der Stecklinge hier Sprosse. Der nach unten gekehrte apikale Teil blieb entweder ohne Neubildungen, oder erzeugte auch Sprosse. Es waren hier also infolge der umgekehrten Lage auch an dem basalen Ende Sprosse aufgetreten, die „innere Disposition" des apikalen Endes zur Sprofsbildung konnte aber nicht immer unterdrückt werden; dies kann aber durch Korrelation erfolgen.

[1]) Tittmann, Physiologische Untersuchungen über Callusbildungen an Stecklingen. Jahrb. für wissensch. Bot. XXVII p. 164 ff.

Wenn z. B. das apikale Ende in trockener Luft steht, das basale in Wasser, so bildet das letztere, das unter viel günstigeren äufseren Bedingungen steht, die Sprosse, und verhindert dadurch die Sprofsbildung am apikalen Ende. — Jedenfalls aber tritt der Einfluſs der Schwerkraft auf die Neubildung von Sprossen deutlich an dem oben angeführten Beispiel hervor: die Sprofsbildung wird an dem nach oben gekehrten Ende gefördert.

Aber auch bei mit Sprofsanlagen, oder mit Sprofs- und Wurzelanlagen versehenen Stecklingen ist der Einfluſs der Schwerkraft auf die Organbildung nachweisbar, wenngleich in minder auffallendem Mafse. Schon Duhamel hatte beobachtet, dafs an horizontal in die Erde gelegten Weidenzweigen Wurzeln nur auf der Unterseite entstanden.

Der Einfluſs der Schwerkraft auf die Bewurzelung tritt auch bei unverletzten krautigen Pflanzen hervor. Wenn man Sprosse von Tropaeolum majus, ohne sie von der Mutterpflanze abzuschneiden, entweder in vertikaler oder in horizontaler Lage mit Erde so bedeckt, dafs die langgestielten Laubblätter am Lichte bleiben, dann treten in ersterem Fall (bei vertikaler Lage) die Wurzeln allseitig, bei horizontaler Lage nur auf der Unterseite der Sprofsachsen hervor. Verdunklung und Feuchtigkeit haben hier die Wurzelbildung hervorgerufen, die Schwerkraft aber wirkt orientierend ein. Wie Sachs[1]) nachdrücklich betont hat, wird auch bei ganzen lebenden Pflanzen, wenigstens bei orthotropen Sprossen, neben der früher erörterten Polarität die Schwerkraft dahin wirken, dafs die Wurzeln an dem nach abwärts gekehrten Ende entstehen. Thatsächlich findet bei den meisten plagiotropen, kriechenden und kletternden Sprossen die Wurzelbildung auf der ganzen Sprofsunterseite in progressiver Reihenfolge statt, wobei das Licht auch dahin wirken kann, dafs die Wurzeln auf der Unterseite angeordnet sind.

Kehren wir zu der Organbildung der Stecklinge zurück, so sei das Verhalten der Weidenstecklinge erwähnt, welches durch Vöchting[2]) untersucht wurde. An vertikal aufrecht aufgehängten, gleichmäfsigen äufseren Bedingungen ausgesetzten Weidenstecklingen entwickeln sich Knospen an dem apikalen, Wurzeln ringsum an dem basalen Ende. An zur Lotlinie geneigten Zweigen fand Vöchting im allgemeinen folgendes Verhalten (a. a. O. S. 169, betreffs der Ausnahmen und Schwankungen vgl. die Einzelangaben a. a. O.). Je kleiner der Winkel ist, den der Zweig mit der Lotlinie macht, um so mehr wachsen die Knospen an der Spitze, und zwar ringsum auf allen Seiten aus; je gröfser der Winkel wird, um so mehr bilden sich die Triebe ringsum an der Spitze und aufserdem, von dieser ausgehend, auf der Oberseite, bis endlich, wenn der Zweig eine horizontale Stellung hat, die Triebe unmittelbar an der Spitze noch ringsum, von dieser aus aber nur auf der Oberseite entstehen. Das Auswachsen der Knospen wird hier also bedingt einerseits durch die Polarität, welche sich in der Bevorzugung des apikalen Endes äufsert, andererseits wirkt aber auch hier die Schwerkraft dahin, dafs die Sprofsbildung auf der nach oben gekehrten Seite gefördert ist, während die Wurzeln sich umgekehrt verhalten. Ihr Verhalten sei an einem Objekte kurz erwähnt, dessen zu Stecklingen benützte Sprofsachsen keine Wurzelanlagen besitzen, aber leicht solche

[1]) Vgl. Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane (I und II in Ges. Abh. p. 1159 ff.) und Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 2. Aufl. p. 523 ff.

[2]) Organbildung im Pflanzenreich I.

bilden. Werden die Stecklinge von Heterocentron diversifolium in normaler Lage aufgehängt, so bilden sich Wurzeln nur am basalen Ende, bei umgekehrter Lage aber entstehen sie auch mehr oder weniger von der Basis entfernt. Im wesentlichen dasselbe Resultat wie mit abgeschnittenen Zweigen ergiebt sich auch, wenn die Sprosse an der Pflanze selbst austreiben [1]), nur dafs dann natürlich die Wurzelbildung wegfällt. Entfernt man bei annähernd senkrecht gewachsenen einjährigen Weidenzweigen vor dem Austreiben die schwachen oberen Teile und giebt den Sprofsachsen dann verschiedene Lagen, so entwickeln sich die austreibenden Knospen bis zu mehr oder minder grofser Entfernung von der Schnittfläche (also der Spitze). Die Länge und Stärke der Sprosse nimmt von der Spitze aus allmählich ab. Bei Sprossen dagegen, welche, in horizontale Lage gebracht, austrieben, bildeten sich die Knospen an der Spitze zwar noch ringsum, aufserdem aber fast nur noch auf der oberen Längshälfte des Zweiges aus, die Knospen der Unterseite blieben ruhend oder entwickelten sich nur vereinzelt. Die Wirkung der Schwerkraft tritt hier also deutlich hervor. Wenn wir bei den Jahrestrieben unserer Bäume also die dem apikalen Ende (das normal auch das obere ist) genäherten Knospen den basalen gegenüber gefördert sehen (was für den Aufbau des Gesamtgerüstes des Baumes offenbar vorteilhaft ist), so wirkt dabei aufser der Polarität auch die Schwerkraft mit. An einem Algen- oder Lebermoosthallus sind die der apikalen Region nahestehenden Seitensprosse nicht den basalen gegenüber gefördert (vgl. z. B. Fig. 11), die Polarität bei der Regeneration ist, wie wir sahen, hier lediglich durch die Richtung der Stoffwanderung bedingt. Zu kräftigen orthotropen Sprofssystemen haben es wahrscheinlich nur diejenigen Pflanzen bringen können, bei welchen die Schwerkraft die Förderung der Sprosse nach oben hin bedingte.

Die zuletzt erwähnten Verhältnisse leiten uns über zur Besprechung der qualitativen Beeinflussung der Organbildung durch Schwerkraftsreize. Vielfach sind dieselben mit Korrelationen kombiniert thätig.

Zunächst sei ein von Sachs [2]) untersuchter Fall angeführt. Yucca, Cordyline und verwandte Pflanzen besitzen aufser ihren oberirdischen Sprossen noch dicke, fleischige, in der Erde senkrecht nach unten wachsende Rhizome. Unter normalen Verhältnissen, d. h. solange der Stamm nicht beschädigt ist, dienen sie als Reservestoffbehälter. Wird der Stamm abgeschnitten, so bilden sich Laubsprosse in dem oberen (basalen) Teile des Rhizoms, seine Endknospe aber wächst nicht aus. Dagegen erfolgt dies, wenn das Rhizom mit seiner Endknospe aufrecht gestellt wird. Um Sprofsbildung am Rhizom zu erzielen, ist es übrigens nicht notwendig, dafs die oberirdischen Teile abgeschnitten werden, es genügt, wenn sie eine Wachstumshemmung erfahren. Diese tritt meist ein, wenn die ganze Pflanze in verkehrte Lage gebracht wird; wenn der Hauptsprofs, statt im Wachstum gehemmt zu werden, sich negativ geotropisch aufrichtet, unterbleibt auch das Austreiben des Rhizoms und der an seiner Basis stehenden Knospen [3]). Wir sehen also, wenn wir die Endknospe der Rhizome allein in das Auge fassen, dafs sie austreibt: 1. wenn der Hauptsprofs beseitigt oder im Wachstum gehemmt und

[1]) Vgl. Vöchting, Organbildung II p. 40 ff.

[2]) Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ges. Abhandl. II p. 1186 ff.

[3]) Vöchting (Über Spitze und Basis an Pflanzenorganen. Botan. Zeitg. 1881) hat die schon aus den Sachsschen Versuchen hervorgehende Thatsache, dafs bei der normalen Regeneration diese Rhizome sich wie Wurzeln betreffs der Polarität verhalten, gleichfalls festgestellt; seine Einwände gegen die Sachssche Darstellung sind belanglos.

2. sie in inverse Lage gebracht wird. Aufserdem würde man sie auch in normaler Lage wohl zum Austreiben bringen können durch Entfernung des Hauptsprosses und aller Rhizomseitenknospen. Im Grunde schliefst sich — wenn wir die eigentümlichen Lebensverhältnisse mit berücksichtigen — dieser Fall ganz dem unter I Angeführten an.

Die Förderung der vertikal wachsenden Glieder tritt nun namentlich auch in der Verschiedenheit von Hauptwurzeln und Seitenwurzeln, Hauptsprossen und Seitensprossen zu Tage. Dafs dieselbe nicht etwa ausschliefslich eine Schwerkraftswirkung ist, ist ohne weiteres klar, denn die Verschiedenheit in der Ausbildung von Haupt- und Seitenachsen in einem Verzweigungssystem tritt, wie die früher (s. p. 30) behandelten Beispiele zeigen, schon bei Algen auf, deren Gestaltungsverhältnisse von der Schwerkraft nicht beeinflufst werden. Der Hauptsprofs ist ja einem Seitensprofs gegenüber schon dadurch im Vorteil, dafs er früher da ist als jener, es kommen Ernährungsverhältnisse, die mechanische Beanspruchung des Hauptsprosses u. a. in Betracht. Andererseits läfst sich nicht verkennen, dafs die in der Richtung der Lotlinie wachsenden Achsenorgane durch diese Richtung als die bevorzugten erscheinen, geneigte Sprosse z. B. entwickeln sich, wie die Erfahrungen bei der Obstkultur längst gezeigt haben, viel schwächer, sie sind mehr zur Hervorbringung von Kurztrieben geneigt als solche, die sich der vertikalen Richtung nähern. Die oben erwähnten Thatsachen führen zu demselben Schlusse. Und wenn wir sehen, dafs eine Seitenwurzel, die sich an die Stelle der abgeschnittenen Hauptwurzel stellt (vgl. p. 37, 183), oder ein Seitenzweig, der sich aufrichtet, jetzt eine kräftigere Ausbildung und andere Eigenschaften erhalten, so kommt aufser den Korrelationserscheinungen hier auch noch die Wirkung der Schwerkraft in Betracht, die „sprofsbildenden Substanzen" haben offenbar die Neigung, nach oben, die „wurzelbildenden" nach unten zu wandern. Eine Anzahl hierher gehöriger Fälle ist schon bei Besprechung der Symmetrieverhältnisse und Korrelationen erwähnt worden; es seien deshalb nur einige Beispiele noch angeführt.

Lehrreich ist eine Beobachtung von Sachs[1]). „Läfst man 5—6jährige Edeltannen in umgekehrter Stellung (Gipfel abwärts) jahrelang wachsen, so entstehen auf der Rückseite, d. h. auf der früher abwärts, jetzt aber aufwärts gekehrten Seite, der bilateralen Äste neue Triebe, die radiär gebaut sind und wie Keimpflanzen aussehen." Offenbar liegt hier ein Zusammenwirken von Korrelation und Schwerkraftswirkung vor. Durch die umgekehrte Lage wurde das Wachstum des Haupttriebes gehemmt; die seiner Einwirkung jetzt mehr entzogenen Seitenknospen entwickelten sich unter dem fördernden Einflufs der Schwerkraft zu orthotropen Sprossen, wie man dies auch bei umgestürzten Tannen gelegentlich sehen kann, auch bei Entfernung des Gipfels aufrecht wachsender Exemplare. Wie bei der verschiedenen Ausbildung der Knospen in der apikalen und basalen Region der Jahrestriebe die Schwerkraft als mitwirkender Faktor zu der schon vorhandenen polaren Verschiedenheit hinzukommt, so auch bei der Verschiedenheit zwischen orthotropem Hauptsprofs und plagiotropen Seitensprossen, resp. -wurzeln. Besonders auffallend und leicht zu beobachten ist das Verhalten einiger Succulenten, deren Seitenzweige hauptsächlich die Stelle der verkümmerten Blätter vertreten und im Zusammenhange damit auch andere Gestaltung als der Hauptsprofs zeigen. Dieser ist bei Opuntia brasiliensis (vgl. die Abbildungen S. I Fig. 37 u. 38) radiär

[1]) Flora 1894 p. 229.

und cylindrisch. An ihm stehen an jugendlichen Pflanzen dünne, ganz flache Seitensprosse, etwa von der Dicke eines Pappdeckels. An erstarkten Pflanzen nähert sich die Gestalt der Seitensprosse erster Ordnung der cylindrischen, erst die Sprosse höherer Ordnung werden auch hier flach, blattähnlich und von begrenzter Lebensdauer. Dafs die Verschiedenheit der Sprofsausbildung mit der Lage zur Schwerkraft zusammenhängt, läfst sich leicht experimentell zeigen [1]). Es wurde über einem starken, flachen Seitensprofs der cylindrische Hauptsprofs abgeschnitten. Ersterer richtete sich auf und wuchs nun als cylindrischer Sprofs — mit den Eigenschaften des Hauptsprosses — weiter. Ebenso wachsen als Stecklinge vertikal eingesetzte Flachsprosse meist als cylindrische Sprosse weiter (S. I Fig. 38). Ganz ähnlich verhält sich z. B. Euphorbia alicornis. Dieselbe besitzt mehrkantige Hauptsprosse, und flache Seitensprosse, bei denen die Zahl der Kanten auf zwei verringert ist: kräftige Seitensprosse verhalten sich auch hier wie der Hauptsprofs. Verwendet man einen der flachen zweikantigen Sprosse als Steckling, so wächst er zu einem orthotropen, mehrkantigen Sprosse aus.

Was die oben besprochene Erscheinung der Anisophyllie anbelangt, die von früheren Autoren (Hofmeister, Frank, Wiesner — letzterer hat später seine Ansicht geändert) auf die Einwirkung der Schwerkraft zurückgeführt wurde, so soll dieselbe unten, bei Besprechung der Lichtwirkungen, soweit wir die Abhängigkeit von äufseren Faktoren bis jetzt überhaupt kennen, besprochen werden. Hier sei nur angeführt, dafs die frühere Anschauung in ihrer Allgemeinheit keineswegs haltbar ist, wie ja auch schon aus den in dem Kapitel über Symmetrieverhältnisse angeführten Thatsachen hervorgeht, dafs aber die Anisophyllie allerdings in manchen Fällen direkt abhängig ist von der Lage der betreffenden Teile, wo aber verschiedene Faktoren die verschiedenen Seiten ungleich beeinflussen können.

B. Licht.

Viel eingreifender als die Schwerkraft wirkt das Licht auf die Gestaltungsverhältnisse der Pflanzen ein. Es handelt sich dabei nicht um Vorgänge, die mit der Assimilation in direktem Zusammenhang stehen, sondern um specifische, zunächst nicht weiter erklärbare Reizwirkungen. Dies geht schon daraus hervor, dafs diese sich nicht beschränken auf chlorophyllhaltige Pflanzen, dafs ferner die Lichtwirkung nicht ersetzt werden kann durch Zufuhr von organischen Nährstoffen, und dafs endlich bei diesen Reizwirkungen nicht die bei der Assimilation vor allem beteiligten Lichtstrahlen in Betracht kommen, sondern die der stärker brechbaren Hälfte des Spektrums angehörenden.

1. Richtende Wirkung.

Bei einer Anzahl von dorsiventralen Organen bestimmt das Licht, welche Seite zur Rückenseite, welche zur Bauchseite wird. Die einzelnen Pflanzen verhalten sich dabei verschieden. Bei den einen, wie den Prothallien der Polypodiaceen, ist die Dorsiventralität jederzeit umkehrbar, wenn man die bisherige Lichtseite zur Schattenseite macht, bei anderen ist die einmal veranlafste Dorsiventralität eine bleibende, nicht mehr umkehrbare. Einige Beispiele mögen angeführt sein.

[1]) Vgl. S. p. 74; Flora 1895 p. 113.

Das am längsten bekannte wird durch die aus den Brutknospen von Marchantia und Lunularia hervorgehende Pflänzchen geboten. Die Brutknospen selbst, welche in den Brutknospenbehältern als ursprünglich vertikal stehende Zellkörper sich bilden, sind und bleiben auf beiden Seiten gleich gebaut. Sie haben aber auf jeder Seite die Anlage eines Vegetationspunktes, aus dem ein neuer, dorsiventral gebauter Thallus unter günstigen Bedingungen entsteht. Dieser hat auf seiner (normal nach oben gekehrten) Rückenseite ein charakteristisches Assimilationsgewebe, auf der Bauchseite Haarwurzeln und Schuppen, die zum Schutze des Vegetationspunktes dienen. Schon Mirbel[1]) hatte nun erkannt, dafs äufsere Faktoren es sind, die bestimmen, welche Seite Rücken-, welche Bauchseite wird. Genauer wurde der Vorgang untersucht von Pfeffer[2]). Es ist hier zweierlei zu unterscheiden; einmal das Auftreten der dorsiventralen Thallusstruktur und dann das Auswachsen der Haarwurzeln (für welche schon an der Brutknospe besondere Zellen angelegt sind). Stets wird die dem Lichte zugekehrte Seite zur Rückenseite, auch wenn sie bei auf Wasser schwimmenden, nur von unten beleuchteten Brutknospen nach unten gekehrt ist. Das Auswachsen der Haarwurzelanlagen wird zwar gleichfalls vom Lichte beeinflufst, vorausgesetzt, dafs es hinreichend stark ist, aber nicht so ausschliefslich. Im Dunkeln entwickeln sich die Brutknospen überhaupt nicht und bringen auch keine oder doch nur spärliche Haarwurzeln hervor. Zimmermann fand an 12 von unten beleuchteten Brutknospen 39 Haarwurzeln auf der Schatten-, 4 auf der Lichtseite; betreffs der Einwirkung der Schwerkraft und des Kontaktes mit festen Körpern auf das Auswachsen der Haarwurzeln sei auf Pfeffers Angaben verwiesen. Jedenfalls können die Brutknospen auf beiden Seiten Haarwurzeln hervorbringen, während der aus ihnen sich entwickelnde Thallus stets dorsiventral ist, und zwar ist die Dorsiventralität schon nach 2—3tägiger Einwirkung bestimmt, obwohl dann die anatomische Ausbildung noch nicht eingetreten ist.

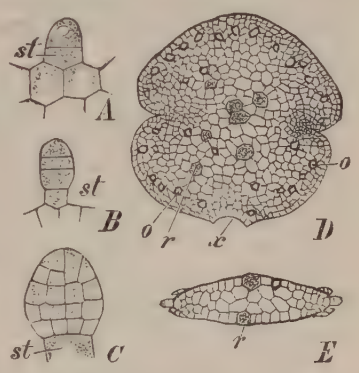


Fig. 112. Brutknospen von Marchantia polymorpha verschiedener Entwicklung. *D* Eine fertige Brutknospe von der Fläche, seitlich liegen die beiden zu je einem Thallus auswachsenden Vegetationspunkte; die zu Haarwurzeln auswachsenden Zellen (*r*) fallen durch ihre Gröfse und ihren Inhalt auf, sie treten auch auf dem Schnitt durch die seitlichen Vegetationspunkte der Brutknospe (in *E*) hervor. (Lehrb.)

Ganz ähnlich verhalten sich nach Leitgeb's Angaben auch die Keimpflanzen verschiedener Lebermoose. Die „Keimscheibe" der Marchantiaceen z. B. ist noch nicht dorsiventral, es hängt vom Lichte ab, welche Seite derselben zur Rücken-, welche zur Bauchseite auswächst[3]), dann aber ist die Dorsiventralität wie in dem obigen Falle ein für allemal bestimmt.

---

[1]) Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha. Mém. de l'Acad. des sciences de l'inst. de France 1835.

[2]) Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, herausgeg. von Sachs, I p. 77 ff. Vgl. auch Zimmermann, Über die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantiathallus. Ibid. III p. 665.

[3]) Est ist klar, dafs bei den Brutknospen — bei denen es vom Zufall abhängt, welche

Anders verhalten sich die dorsiventralen Farnprothallien, bei denen die Dorsiventralität sich darin äufsert, dafs auf der Unterseite des Prothalliums sich das Gewebepolster befindet, welches den Archegonien und den Haarwurzeln den Ursprung giebt. Hier ist die Dorsiventralität jederzeit umkehrbar[1]); wenn man auf Wasser schwimmende Prothallien von unten beleuchtet, entstehen die neuen Archegonien und Haarwurzeln auf der (dem Lichte abgewendeten) Oberseite. Bei Kultur auf dem Klinostaten bei vertikaler Drehungsachse und seitlich einfallendem Lichte bildete sich übrigens auch immer nur eine Seite zur archegonientragenden aus, vielleicht weil eine gleichmäfsig starke Beleuchtung auf beiden Seiten doch nicht vorhanden war, oder weil eine bilaterale Ausbildung aus „inneren" Gründen hier nicht möglich ist (gelegentlich trifft man übrigens Prothallien, bei denen die beiden Seiten eine Strecke weit Archegonien und Haarwurzeln tragen). Auf den Nutzen, der den Archegonien aus ihrer Stellung entspringt, wurde oben schon hingewiesen (p. 187).

Analoge Verhältnisse wie für die Archegonienbilduug fand Leitgeb auch an apogamen Farnprothallien für die Sprofsbildung, die hier also unabhängig von den Archegonien auf ungeschlechtlichem Wege erfolgt[2]). Es hängt ganz von der Beleuchtung ab, auf welcher Seite dieselbe auftritt. Es geschieht dies wie bei der Archegonienanlage immer auf der der Lichtquelle abgewendeten Seite; ist sie hier aber einmal erfolgt, so kann durch Wechsel der Beleuchtung auf der nun beschatteten Seite Sprofsbildung in der Regel nicht mehr hervorgerufen werden, da die vorhandene Sprofsanlage alle Bildungsstoffe des Prothalliums beansprucht, was bei der Archegonienbildung nicht der Fall ist. Nur wenn die Sprofsanlage über die ersten Anlagestadien nicht hinausgelangt ist, kann nach erfolgtem Beleuchtungswechsel ihre weitere Ausbildung sistiert werden, und auf der nun beschatteten Oberseite eine neue Anlage in die Erscheinung treten. Sehr eigentümlich ist der Fall, dafs die Glieder eines und desselben Sprosses sich auf verschiedene Seiten des Prothalliums verteilen können, auf der einen Seite der Sprofs mit erstem und zweitem Blatt, auf der anderen Prothalliumseite die erste Wurzel. Es läfst sich dies erzielen, wenn Prothallien von Pteris cretica, die junge Sprofsanlagen, aber noch keine Wurzel gebildet haben, von unten beleuchtet werden. Immerhin aber tritt dieser Fall nur sehr selten ein, und es geht aus Leitgeb's Angaben nicht ganz klar hervor, ob es sich dabei nur um einen Durchbruch der Wurzel nach oben hin oder um eine Anlegung derselben auf der Oberseite handelt.

Dem eben Besprochenen seien zwei Fälle angeschlossen, in welchen das Licht die „polare" Differenzierung an den aus Sporen hervorgegangenen Keimlingen bestimmt. Die meisten Sporen haben schon eine polare Differenzierung, über deren Ursachen wir nichts wissen. Es sei erinnert an die Verschiedenheit des Vorderendes vom Hinterende bei Schwärmsporen, womit bei Algen mit festsitzendem Thallus zugleich auch für den Keimling eine polare Differenzierung gegeben ist, da die

---

Seite nach oben zu liegen kommt — und ebenso bei den Keimscheiben, die keineswegs immer eine bestimmte Orientierung beibehalten, es vorteilhaft ist, dafs der Lichteinfall für die weitere Differenzierung ausschlaggebend ist.

[1]) Leitgeb, Studien über die Entwicklung der Farne. Sitzungsber. der Wien. Akad., math.-naturw. Klasse, LXXX. Bd. 1879.

[2]) H. Leitgeb, Die Sprofsbildung an apogamen Farnprothallien. Ber. der D. bot. Gesellsch. III (1885) p. 169 ff.

Schwärmspore sich mit dem Vorderende festsetzt. Auch die Sporen vieler Muscineen und Gefäfskryptogamen (z. B. alle die tetraëdrischen) lassen deutlich die Stelle erkennen, an welcher der Keimschlauch entsteht, also der „Sprofspol" sich bildet. Bei den radiären Sporen sind die Faktoren, welche orientierend bei der Keimung wirken, meist unbekannt, nur bei Equisetum und den Sporen einiger Fucaceen ist ein derartiger Nachweis gelungen.

Die kugeligen, chlorophyllhaltigen Sporen von Equisetum[1]) zeigen nach allen Radien hin denselben Bau. Sie keimen in der Weise, dafs von dem Innenraume der Sporenzelle eine kleine, biconvexe Zelle abgetrennt wird, die zur ersten Haarwurzel auswächst, während die gröfsere Schwesterzelle zum Keimschlauche wird. In der Haarwurzel verschwindet das Chlorophyll immer mehr, schliefslich finden sich nur noch Leukoplasten. Die Keimung erfolgt auch im Dunkeln, aber langsamer, die Teilungswand ist dann in beliebiger Weise orientiert. Erfolgt die Keimung aber in intensivem Lichte, so wirkt dies auf die Orientierung schon der Kernteilung ein, und zwar so, dafs die Achse der Kernteilungsfigur durch den Gang der Lichtstrahlen bedingt wird, und die beiden Tochterkerne in die Richtung des Strahlenganges zu liegen kommen, die Teilungswand steht dann rechtwinklig dazu. Die der Lichtquelle zugekehrte Zelle ist die erste Prothalliumzelle, die kleinere, auf der Schattenseite liegende die Anlage der ersten Haarwurzel. Diffuses Tageslicht übt eine richtende Wirkung nicht aus[2]). Bei fortdauernd sich änderndem Lichteinfall (bei einer Klinostatenkultur) fand Stahl, dafs die Sporen in ihrer Teilung beeinträchtigt waren, die meisten waren ungeteilt, eine Anzahl anderer zwar geteilt, aber in abnormer Weise in zwei gleich grofse Zellen. Ähnliche Störungen lassen sich auch auf andere Weise erzielen. Buchtien fand (a. a. O. p. 24), dafs bei Kultur in konzentrierter Nährlösung (3 pr. m.) die Sporen meist durch zwei aufeinander rechtwinklige Wände geteilt waren, und die Ausbildung einer Haarwurzel oft ganz unterblieb.

Ähnlich wie die Equisetum-Sporen verhalten sich nach Kolderup-Rosenvinge[3]) auch die befruchteten Eizellen einiger Fucaceen. Diese sind nicht polar differenziert, erst bei der Keimung tritt die Verschiedenheit zwischen „Sprofspol" und „Wurzelpol" auf (an welch letzterem fadenförmige Haftorgane entstehen). Bei Pelvetia canaliculata und Ascophyllum nodosum, nicht aber bei Fucus serratus, übte das Licht vielfach (aber nicht immer) eine orientierende Einwirkung, der von Equisetum angeführten entsprechend, am meisten bei Pelvetia, aufserdem können bei den genannten Objekten aber auch andere Faktoren richtend auf Polarität einwirken, namentlich (nach des genannten Autors Ansicht) der verschiedene Sauerstoffgehalt.

---

[1]) Stahl, Über den Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetumsporen. Ber. der D. bot. Gesellsch. III (1885) p. 334. Buchtien, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Equisetum. Inaug.-Diss. Rostock 1887, auch in Biblioth. botanica. Kassel 1887.

[2]) Buchtien a. a. O. Wenn es darnach scheinen könnte, als ob in der freien Natur die Einwirkung des Lichtes für die Organbildung bei der Sporenkeimung kaum in Betracht käme, so ist dabei zu beachten, dafs innerhalb gewisser Grenzen die Keimung um so rascher verläuft, je intensiver die Beleuchtung ist, und deshalb die richtende Einwirkung des Lichtes sich doch geltend machen wird.

[3]) L. Kolderup-Rosenvinge, Undersøgelser over ydre Faktorers Indflydelse paa Organdannelsen hos Planterne. Kjøbenhavn 1888. (Vgl. auch Revue de botanique t. I.)

Bei höheren Pflanzen kommt namentlich bei dorsiventralen Sprossen die richtende Wirkung des Lichtes in Betracht.

Um eine mehr anatomisch als organographisch bedeutsame Einwirkung handelt es sich bei den mit schuppenförmigen, grofsenteils mit der Sprofsachse verschmolzenen Blättern versehenen Cupressineen [1]), wie Thuya occidentalis, Thuyopsis dolobrata u. a. Die Zweigsysteme sind dorsiventral ausgebildet, ähnlich wie ein Laubblatt, wie schon an der Verschiedenheit der Farbe von Ober- und Unterseite zu erkennen ist. Die beleuchtete Seite wird zur „Oberseite". Die Dorsiventralität ist hier an den neu zuwachsenden Teilen umkehrbar.

Dafs aber auch in organographischer Beziehung Dorsiventralität durch das Licht „induziert" werden kann, zeigt Nuphar luteum. Das langgestreckte Rhizom dieser Pflanze kriecht im Schlamm, es ist mit Blattnarben dicht besetzt. Die Blätter entstehen an der Stammknospe in durchaus radiärer Anordnung. Die Blattinsertionen rücken aber auf der Unterseite viel weiter auseinander als auf der Oberseite, es ist eine Annäherung an das Verhalten vieler anderer dorsiventraler Sprosse vorhanden (vgl. p. 77 u. 78), bei denen die Blätter der Oberseite genähert stehen. Die Wurzeln entspringen auf der Unterseite, vegetative Seitenzweige auf den Flanken. Wird ein solches dorsiventrales Nuphar-Rhizom mit Erde bedeckt, so wächst es aufrecht und radiär weiter, bis es wieder an das Licht gelangt. Die Dorsiventralität ist hier also offenbar durch das Licht bedingt, sie äufsert sich in der Verschiebung der Blattnarben und in der Stellung der Wurzeln. Diese wird auch bei anderen Samenpflanzen durch das Licht beeinflufst.

Die Wurzeln entspringen z. B. an den plagiotropen Klettersprossen des Epheu nur auf der Schattenseite (bei älteren Pflanzen aber findet man oft die ganze Sprofsoberfläche dicht mit Wurzeln bedeckt [2]). Die Dorsiventralität ist, wie Sachs gezeigt hat, umkehrbar. Ähnlich verhalten sich kletternde Kakteen (Lepismium radicans u. a.). Wir haben hier offenbar Fälle vor uns, in welchen die Anordnung der Wurzeln ringsum erfolgen könnte, aber auf der Lichtseite *verhindert* wird. Wissen wir doch aus den Untersuchungen von Sachs [3]), dafs Lichtabschlufs (und dementsprechend jedenfalls auch Lichtverminderung) die Wurzelbildung begünstigt, vorausgesetzt, dafs sonst günstige Bedingungen dafür vorhanden sind. An völlig etiolierten Keimpflanzen von Phaseolus, Vicia Faba u. a. kommen oft hoch über der Erde zahlreiche Adventivwurzeln zum Vorschein, die normal nicht auftreten, wenn die Pflanzen bei Lichte in einem feuchten Raume kultiviert werden.

Von Interesse ist, dafs, ebenso wie die Wurzelbildung der höheren Pflanzen durch Lichtmangel begünstigt bezw. hervorgerufen wird, auch für niedere Pflanzen dasselbe gilt. Bei den Charen kann an unverletzten Sprossen durch Verdunkelung an Knoten, die sonst keine Wurzeln („Rhizoiden") tragen, die Bildung derselben hervorgerufen werden [4]). Inwiefern die Moose sich ähnlich verhalten, bleibt näher zu untersuchen; doch ist zu bemerken, dafs die Sprosse mancher Laubmoose auch in ihren dem Lichte zugänglichen Teilen mit einem dichten „Rhizoiden"filze bedeckt sind.

[1]) Frank, Pringsh. Jahrb. IX p. 147.

[2]) Es wäre möglich, dafs dies mit auf der Bildung einer für das Licht nicht oder doch nur wenig durchlässigen Rinde beruht.

[3]) Sachs, Über den Einfluss des Tageslichtes etc. Ges. Abhandl. p. 178 ff., sowie die folgende Abhandl. p. 233. Vgl. auch Vöchting, Organbildung I p. 146.

[4]) Richter, Über Reaktionen der Charen gegen äufsere Einflüsse. Flora 78. Band (1894) p. 399 ff.

Ähnlich wie die Bildung der Wurzeln wird auch die Bildung anderer, normal unterirdisch auftretender Organe durch Lichtabschlufs begünstigt und dadurch eine Orientierung herbeigeführt. So die der Kartoffelknollen[1]). Das Licht wirkt auf die Knollenbildung hemmend, die Dunkelheit begünstigend. Man kann an Pflanzen, bei denen die Ausläuferbildung verhindert wurde, also die Möglichkeit unterirdischer Knollenbildung abgeschnitten war, sogar nahe der Spitze der oberirdischen Sprosse durch Verdunkelung Knollenbildung hervorrufen. Übrigens übt auch die Schwerkraft eine Einwirkung auf die Knollenbildung aus, welche dahin wirkt, dafs die Knollensprosse an dem nach unten gekehrten Teile der Hauptachse auftreten. (Näheres bei Vöchting a. a. O. p. 39.) Jedenfalls aber wird unter gewöhnlichen Verhältnissen das Licht, indem es die Bildung der Knollen an den oberirdischen Teilen hemmt, richtend wirken und das Auftreten an den unterirdischen Ausläufern begünstigen.

Wurzeln und Kartoffelknollen sind Organe, die auf Dunkelheit „gestimmt" sind, und deren Auftreten demnach durch Beleuchtung gehemmt wird. Umgekehrt verkümmern vielfach auf höhere Lichtintensitäten gestimmte Organe bei zu schwacher Beleuchtung. Es wurde oben, bei Besprechung der Symmetrieverhältnisse, darauf hingewiesen (p. 80), dafs bei der Fichte die plagiotropen Seitensprosse ursprünglich radiär verzweigt sind, und dafs durch den Lichtmangel die auf der Oberseite stehenden Sprosse unterdrückt werden (bei anderen Nadelhölzern auch die auf der Unterseite). Ähnliches kommt auch bei Laubhölzern vor und wirkt auf den Habitus der ganzen Pflanze ein. Bei Salix incana[2]) entwickeln sich nur die auf den gut beleuchteten Seiten der Sprosse stehenden Laubknospen (hier die auf der Oberseite stehenden), bei Populus pyramidalis dementsprechend nur die auf der Aufsenseite der steil aufgerichteten Sprosse stehenden Knospen.

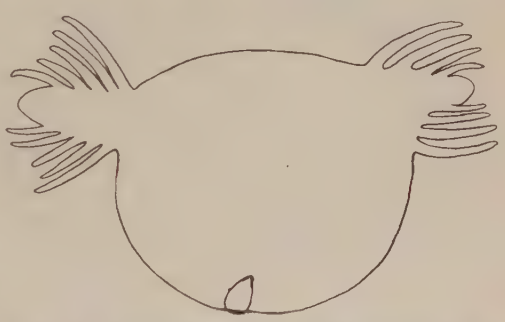


Fig. 113. Thuidium abietinum. Querschnitt eines Hauptsprosses (nach einer Handzeichnung von Kienitz-Gerloff, halb schematisch). Die Lichtseite der Sprofsachse ist abgeflacht, rechts und links entspringen zwei Seitensprosse. Auf der Schattenseite die Anlage (Scheitelzelle) eines nicht zur Entwicklung gelangenden Sprosses.

Auch bei der Bildung der in einer Ebene verzweigten plagiotropen Laubmoossprofssysteme (vgl. p. 56 u. Fig. 27, 28, 29) ist offenbar das Licht beteiligt. Es giebt Übergänge von den radiär verzweigten gewöhnlichen Sprossen zu den fiedrigen von Hypnum splendens, Thuidium u. a. Bei diesen ist die Blattstellung noch vollständig radiär, während die Zweige in einer Ebene angeordnet sind. Es sind indes auch noch an anderen Stellen der Sprofsachsen Zweiganlagen vorhanden (obwohl, wie mir scheint, in geringerer Zahl als die seitlichen). Die Anlage der Verzweigung ist noch keine ganz bilaterale, aber es entwickeln sich nur die seitlichen Zweiganlagen.

[1]) Vgl. Vöchting, Über die Bildung der Knollen. Biblioth. botanica Heft 4 1887.

[2]) Vgl. Wiesner, Untersuchungen über den Lichtgenufs der Pflanzen etc. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. in Wien 1895 p. 685.

Diese Anordnung wird durch das Licht bestimmt; die auf der Lichtseite und der Schattenseite befindlichen Zweiganlagen bilden sich nicht aus (vgl. Fig. 113). Bei wechselnder Beleuchtung am Klinostat erzogene Innovationssprosse von Hypnum splendens, hatten nach Goebel[1]) Äste nach allen Richtungen hin entwickelt.

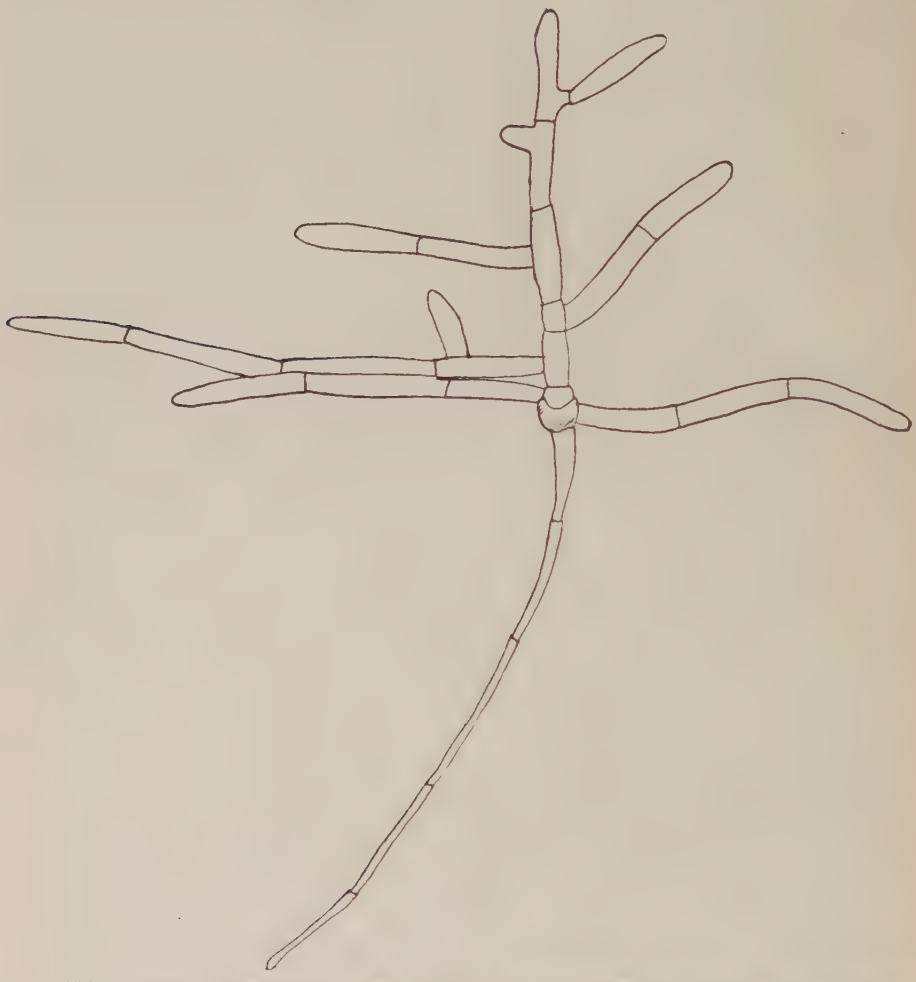


Fig. 114. Funaria hygrometrica. Im Finstern erzogenes Protonema, stark vergrößert.

Sachs[2]) hat auch für das Protonema der Laubmoose, speciell das von Funaria hygrometrica, eine ähnliche Beeinflussung der Verzweigung durch das Licht angenommen. „Das Licht bewirkt in diesem Fall, daſs die Vegetationspunkte der Seitensprosse nur auf den Flanken der Mutterstrosse entstehen, wenn diese beständig von einer Seite her beleuchtet

[1]) Vgl. Goebel, Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Bot. Zeitg. 1892 p. 187. — Der Gegenstand bedarf meiner Ansicht nach in verschiedener Beziehung (namentlich betreffs der Lichtintensität) weiterer Prüfung.

[2]) Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg Bd. II p. 256; Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 2. Aufl. p. 534.

sind.“ Ich möchte indes darauf hinweisen, dafs auch im Finstern erzogene Protonemen, welche durch Zuckerfütterung verhältnismäfsig bedeutende Gröfse erreichten, der Hauptsache nach zweizeilige Stellung der Äste zeigten (Fig. 114), so dafs hier also die Neigung zur zweizeiligen Verzweigung gegeben, und nur die Ebene, in der sie vor sich geht, durch das Licht bestimmt würde. Dafs in der That die Ausbildung des Protonemas abhängig ist von äufseren Faktoren, zeigt z. B. die von mir als Ephemeropsis beschriebene Form[1]). Hier lebt das Protonema epiphytisch auf Blättern. Es trägt Zweige auf seinem Rücken und auf den Flanken, erstere tragen dann die flach ausgebreiteten, als Assimilationsorgane dienenden Seitenzweige (vgl. den speciellen Teil).

Im Anschlufs daran seien einige andere Gestaltungsverhältnisse von Moosen besprochen, bei denen das Licht richtend wirkt.

Bei den Muscineen tritt vielfach eine Verschiebung der Blätter aus ihrer ursprünglichen Insertion ein, welche bewirkt, dafs die Blätter statt — wie dies in der Knospe der Fall ist — quer zur Längsachse, schief zu derselben sich stellen oder im extremsten Falle (Schistostega) sogar in der Längsachse selbst orientiert wurden. Meine Untersuchungen haben gezeigt, dafs in manchen Fällen eine direkte Lichtwirkung vorliegt.

Pflanzen von Jungermannia bicuspidata und Plagiochila asplenioides, welche bei sehr geringer Lichtintensität gezogen werden, entwickelten positiv heliotropische Sprosse, bei welchen vielfach (aber bei Plagiochila namentlich nicht an allen Blättern) die quere Insertion der Blätter erhalten geblieben, die Verschiebung also unterblieben war. Bei anderen Jungermannieen mit mehr longitudinal inserierten Blättern war die Verschiebung dagegen selbst bei etiolierten Sprossen eingetreten.

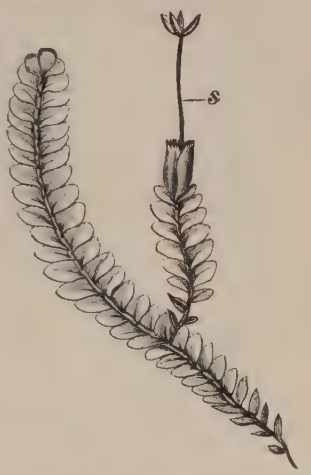


Fig. 115. Plagiochila asplenioides. Stämmchen von oben. Der Vorderrand der Blätter steht tiefer als ihr Hinterrand. (Lehrb.)

Unter den Laubmoosen nimmt Schistostega eine besonders eigentümliche Stellung dadurch ein, dafs an den vegetativen Stämmchen die Blätter in zwei Längsreihen angeordnet sind (Fig. 25). Die Untersuchung der Knospe zeigt, dafs diese Stellung hervorgeht aus einer ursprünglich mehrreihigen, dafs sie erfolgt durch eine eigenartige Verschiebung (vgl. Fig. 26 und den speciellen Teil), die also im Verlaufe der Einzelentwicklung aus einem radiären Gebilde ein bilaterales macht. Die Pflanze wächst an Orten, wo eine geringe Helligkeit herrscht, welche durch diese Stellung der Blätter am besten ausgenützt werden kann.

Es fragt sich nun, ob, wie Hofmeister vermutete, das Licht bei der Änderung der Blattstellung direkt beteiligt ist oder nicht. Meine längere Zeit fortgesetzten Kulturen erlauben diese Frage zu bejahen. Zunächst wurde angenommen, dafs die Richtung des Lichtes in Betracht komme, dafs der einseitige Lichteinfall bei der Verschiebung beteiligt sei. Wäre dies der Fall, so müfsten auf einem Drehwerk (bei vertikaler Achse) erwachsene Pflanzen die radiäre Blattstellung beibehalten. Der Versuch

[1]) Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VII.

ergab aber, dafs, dies nicht der Fall ist, die Pflanzen entwickelten sich auch hier bilateral[1]); gelegentlich treten zwar Drehungen des Stämmchens und andere Störungen ein, allein das Hauptresultat blieb dasselbe. Dagegen ergab sich, dafs wenn Schistostegapflanzen bei sehr geringer Lichtintensität wachsen, die radiäre Stellung erhalten bleibt. Sie werden unter diesen Umständen positiv heliotropisch; damit braucht eine Änderung der Blattstellung noch nicht notwendig verbunden zu sein. Aber bei zahlreichen Pflanzen einer üppigen Kultur liefs sich nachweisen, dafs unter diesen Umständen sowohl Sprosse, welche schon in ihrem unteren Teil bilateral waren, in ihrem oberen radiär wurden (Fig. 116 rechts und links), als auch neu angelegte ganz radiär sich ausbildeten (Fig. 116 in der Mitte). Die Blätter waren dabei vielfach in ihrer Insertion nach der Längsrichtung verschoben, aber nicht in zwei Reihen, sondern allseitig gestellt. Übrigens finden sich zwischen radiärer und bilateraler Ausbildung alle Abstufungen. Es ist dabei, abgesehen von Drehungen der Sprofsachsen, eine Fehlerquelle wohl zu beachten. Die Sexualsprosse haben radiäre Blattstellung. Geschlechtsorgane wurden in meinen Kulturen im Herbst angelegt. Deshalb wurden alle diese Sprosse nicht mit berücksichtigt. In dem darauffolgenden Sommer aber erhielt ich, wie erwähnt, ungemein zahlreiche Sprosse, die, auch ohne Geschlechtsorgane zu bilden, ihr Wachstum abschlossen (alle Schistostegasprosse haben begrenztes Wachstum). Die Blätter waren bei den in geschwächtem Lichte gewachsenen Sprossen bedeutend kleiner als bei den andern, was ja auch aus den Figuren hervorgeht.

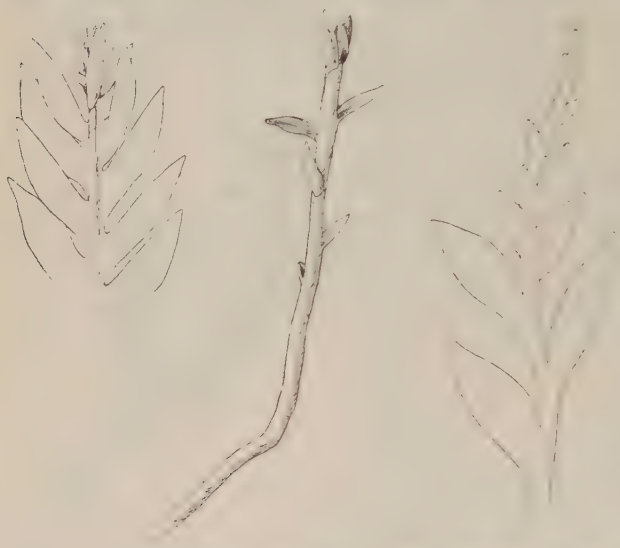


Fig. 116. Schistostega osmundacea (bei schwacher Lichtintensität kultiviert). Die beiden links und rechts abgebildeten Sprosse waren vorher normal gewachsen; an den neu zu wachsenden Teilen ist die radiäre Blattstellung erhalten geblieben. Das mittlere Exemplar ist von vornherein bei schwacher Beleuchtung erzogen und hat radiäre Blattstellung von vornherein (die Blätter sind aber meist schief eingefügt). Da dieser Sprofs sein Wachstum noch nicht abgeschlossen hat, so würde er möglicherweise später Sexualorgane gebildet haben.

Hofmeister hat vermutet, dafs ein anderes, mit zweizeilig gestellten Blättern versehenes Moos, Fissidens, auch betreffs seiner Blattstellung direkt vom Lichte beeinflufst werde. Hier liegt indes die Sache insofern anders, als bei den am Lichte wachsenden Sprossen die Bilateralität schon im Scheitel ausgeprägt ist, sie haben eine „zweischneidige" Scheitel-

[1]) Längere Zeit auf dem Klinostaten kultivierte Pflanzen zeigten Störungen, die sich namentlich auch in einer Reduktion der Blätter aussprachen.

zelle, welche zwei Reihen blattbildender Segmente abgiebt, und es ist mir bei Kultur in abgeschwächtem Lichte nicht gelungen, radiäre Sprosse zu erziehen[1]), selbst im Dunkeln ausgetriebene Seitensprosse von Fiss. adiantioides waren zweizeilig beblättert, und ich möchte deshalb glauben, dafs bei Fissidens der Übergang aus der radiären in die bilaterale Struktur nicht mehr direkt unter dem Einflufs des Lichtes erfolge, sondern einen erblichen Charakter angenommen hat.

Auch die ungeschlechtliche Generation der Moose, das Sporogonium, zeigt in einigen Fällen Abhängigkeit vom Lichte, die hier besprochen seien, weil sie sich dem Verhalten dorsiventraler Organe anschliefsen, bei denen die Orientierung durch das Licht bestimmt wird. Die Kapseln an den Sporogonien vieler Moose sind radiär von teils kugeliger, teils cylindrischer Gestalt (so z. B. bei Sphagnum, Orthotrichum, Grimmia, den Phascaceen).

Bei anderen aber tritt eine mehr oder minder stark ausgeprägte Dorsiventralität hervor, die, wie meine Untersuchungen gezeigt haben[2]), wenigstens in manchen Fällen in deutlicher Beziehung zur Sporenaussaat steht. Diese Dorsiventralität ist, soweit meine Untersuchungen reichen, selbst in den Fällen, wo sie am stärksten ausgeprägt ist, bei den Buxbaumieen, eine im Verlauf der Entwicklung entstandene. Die jungen Moossporogonien sind auch hier, entgegen der Annahme Wichuras[3]), stets radiär. Die dorsiventrale Ausbildung äufsert sich am auffälligsten darin, dafs die Mündung der Kapseln nicht mehr in die Verlängerung des Stieles fällt, der Schnabel der ungeöffneten Kapsel ist dann schief gestellt, und zwar ist er bei den Buxbaumieen, Barbula subulata und Catharinea undulata, der Schatten-, bei Bryum argenteum u. a. der Lichtseite zugewendet. Ob bei Kapseln, die in jugendlichem Zustand bei ständigem Wechsel des Lichteinfalls kultiviert werden, die Krümmung ganz unterbleibt, ist nicht bekannt, wie denn die ganze Frage noch sehr der experimentellen Prüfung bedarf. Am auffallendsten ist die Dorsiventralität der Kapseln bei den Buxbaumieen. Sowohl Diphyscium (Fig. 117), als die Arten der Gattung Buxbaumia besitzen schiefe Kapseln, deren eine Seite im Querschnitt abgeflacht, deren andere konvex gewölbt ist. Die erstere ist die dem Lichte zugekehrte. Bei noch jungen radiären Sporogonien von Diphyscium foliosum, die ich bei einseitiger Beleuchtung kultivierte, überzeugte ich mich davon, dafs bei allen die Abflachung auf der Lichtseite eintrat, der hier gelegene Teil der Kapselwand ist es, welcher durch seine (durch Regentropfen etc. veranlafsten) Bewegungen die Sporen aus dem Peristomtrichter herausbefördert. In Fig. 117, welche einen Längsschnitt durch ein noch nicht ganz reifes (noch mit Calyptra und Deckel versehenes) Sporogon darstellt, tritt die Verschiedenheit der

Fig. 117. Diphyscium foliosum. Längsschnitt durch ein Stämmchen, welches ein Sporogon trägt. Die Lichtrichtung ist durch den Pfeil angedeutet.

[1]) Hofmeister (Pflanzenzelle p. 140) bildet ein Pflänzchen von Fissidens bryoïdes ab, dessen unterste (unterirdisch angelegt gewesenen) drei Blätter dreizeilig stehen sollen, während die oberen in die zweizeilige Anordnung übergehen, entsprechend der Thatsache, dafs hier die Scheitelzelle zunächst dreiseitig ist.

[2]) Flora 1895 (80. Bd.) p. 459 ff. und 1896 (82. Bd.) p. 480.

[3]) Wichura, Beitr. zur Physiologie der Laubmoose. Jahrb. f. wissensch. Bot. II p. 193.

Licht- und Schattenseite deutlich hervor; die Stellung des Sporogons ist später nicht mehr so aufrecht wie in der Zeichnung. Da die Moossporogonien während ihrer Entwicklung mit ihrem chlorophyllhaltigen Gewebe assimilieren, so kommt die Abflachung auf der Lichtseite auch für die Assimilation in Betracht, bei Diphyscium dürfte die Beziehung zur Sporenaussaat aber die wichtigere sein.

Zu denjenigen Pflanzen, bei denen die Stellung der Äste durch den Einfluſs des Lichtes bestimmt wird, gehört auch eine Anzahl Meeresalgen. Bei Halopteris filicina ist die Verzweigung z. B. gewöhnlich alternierend zweizeilig; ich fand aber auch radiär verzweigte Exemplare. Das Verhalten einiger Florideen ist durch Berthold[1]) experimentell geprüft worden; er fand z. B., daſs bei Antithamnion cruciatum bei den in Transversalstellung (Flächenstellung) in der Kultur wachsenden Pflanzen die Blätter nur in der Transversalebene angelegt wurden, während sie an den positiv heliotropischen Trieben nach allen Richtungen hin abstanden, Callithamnion corymbosum u. a. verhalten sich ähnlich. Fig. 43 von Antithamnion (Pterothamnion) Plumula zeigt, daſs die Verzweigung vorzugsweise in einer Ebene stattfindet, gelegentlich finden sich aber Seitenzweige auch oben und unten, offenbar sind diese in reduziertem Zustand vorhanden. Bei anderen bilateralen Algen aber ist die Dorsiventralität „inhärent", d. h. nicht durch äuſsere Faktoren bedingt.

Auch bei der Regeneration mancher Siphoneen[2]) tritt deutlich die richtende Wirkung des Lichtes hervor. Die Blätter von Caulerpa sind auf beiden Seiten zu Neubildungen befähigt. Bei einseitig beleuchteten Blättern entstehen aber Neubildungen nur auf der beleuchteten Seite, und von unten beleuchtete „Rhizome" bilden nun auf der früheren Wurzelseite Blätter; die Dorsiventralität ist umkehrbar wie bei Farnprothallien. (Betreffs Bryopsis s. Noll, a. a. O. p. 468.)

2. Qualitative Beeinflussung.

Alle die als Etiolement zusammengefaſsten Erscheinungen bleiben hier auſser Betracht, da sie herkömmlicherweise in den physiologischen Lehrbüchern besprochen werden. Für die Organographie von Bedeutung sind namentlich folgende Erscheinungen (welche natürlich vielfach ineinander greifen und hier nur, um überhaupt eine Übersicht zu gewinnen, voneinander getrennt sind):

a) die Thatsache, daſs verschiedene Entwicklungsstadien einer und derselben Pflanze an verschiedene Lichtintensitäten gebunden sind, wobei die ersten Entwicklungsstadien eine geringere Lichtintensität beanspruchen (auf geringere Lichtintensitäten gestimmt sind) als die späteren;

b) die Abflachung und die in vielen Fällen damit verbundene Oberflächenvergröſserung chlorophyllhaltiger Organe infolge der Beleuchtung;

c) die Beeinflussung der Anisophyllie durch das Licht;

d) die Funktionsänderung homologer Organe, je nachdem sie im Licht oder im Dunkeln wachsen;

---

[1]) Berthold, Beitr. zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. Bd. XIII. Betreffs der Einzelheiten sei auf diese Abhandlung verwiesen, deren Darstellung mir mehrfach unverständlich geblieben ist.

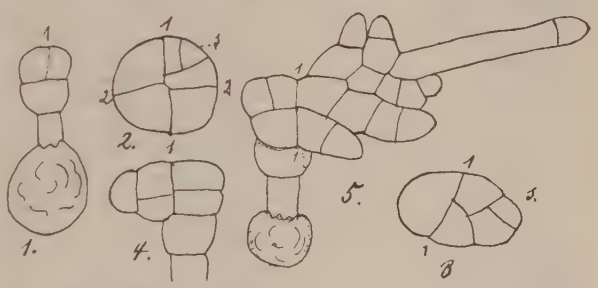
[2]) Vgl. Noll, Über den Einfluſs der Lage auf die morphologische Ausbildung der Siphoneen. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, herausgeg. v. J. Sachs, III. Bd. p. 466. 1888.

e) auch soll die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltungsverhältnisse der Pilze kurz besprochen werden (mit Ausschlufs der für die Organographie nicht wichtigen Thatsachen).

a) Verschiedene Entwicklungsstadien.

Bei Besprechung der Jugendformen wurde auf ein hierher gehöriges Beispiel schon hingewiesen. Der „Vorkeim" von Batrachospermum[1]) entwickelt nur bei reichlichem Lichtzutritt die Batrachospermumpflanze, bei schwachem Lichte bleibt die Pflanze auf der niedrigen Stufe der Organbildung stehen, und der Vorkeim erreicht eine üppige Entwicklung. Ähnlich ist es bei den anderen Algen[2]), deren Keimpflanzen bei schwacher Beleuchtung nicht über das Haftscheibenstadium (oder über die Bildung dem Substrat anliegender Fäden) hinausgelangen und keinen aufrechten Thallus bilden, während die Haftscheiben sich sehr stark vergröfsern.

Ganz Ähnliches gilt für Muscineen, bei denen ja gleichfalls zunächst ein Vorkeim sich zu bilden pflegt. Wir sehen, dafs einerseits das Auftreten der eigentlichen Moospflanze an diesen Vorkeim gebunden ist an Licht von höherer Intensität als das, welches zu einem üppigen Wachstum des Vorkeims selbst genügt[3]), und andererseits, dafs auch die Gestaltung des Vorkeims selbst vom Lichte beeinflufst wird. Beide Erscheinungen seien hier zusammenfassend besprochen.


1
1
1
2
2
1
1
1
2
1
1
1

Keimscheibe, noch zu der einer beblätterten Pflanze. Als Beispiel sei die Keimung von Preissia commutata hier besprochen[1]) (vgl. Fig. 118). Die Keimung der Sporen erfolgte in dem in Fig. 118, *1* abgebildeten Falle bei hellem Lichte, es bildete sich daher nur ein kurzer Keimschlauch. Aus der obersten Zelle geht die rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen abgeplattete Keimscheibe hervor, die in manchen Fällen aus zwei, in anderen aus vier Zellen besteht. Eine[2]) derselben wird zur Scheitelzelle des jungen Pflänzchens, das in seinem Bau zunächst noch sehr einfach ist, es besteht nur aus einer Zellschicht, erst später tritt der für den Preissia-Thallus charakteristische Bau ein. Solange dies Pflänzchen noch auf dem einfachen Jugendstadium ist, wobei der Vegetationspunkt mit „zweischneidiger" Scheitelzelle wächst, kann es zur Rückkehr zur Keimschlauchbildung veranlafst werden, wenn man es in geminderte Lichtintensität bringt (Fig. 118, *5*). Dieser Keimschlauch ist bei höherer Lichtintensität wieder zur Bildung einer Keimscheibe befähigt, und dieser Vorgang kann beliebig oft wiederholt werden. Sobald aber die „Folgeform" der Pflanze erreicht ist, hört auch die Fähigkeit der Rückkehr zur Keimschlauchbildung auf. Diese Rückkehr ist übrigens prinzipiell nicht verschieden von den später unter d) aufzuführenden Thatsachen und auch z. B. von der oben erwähnten, dafs die Wurzelbildung durch Lichtmangel begünstigt wird.

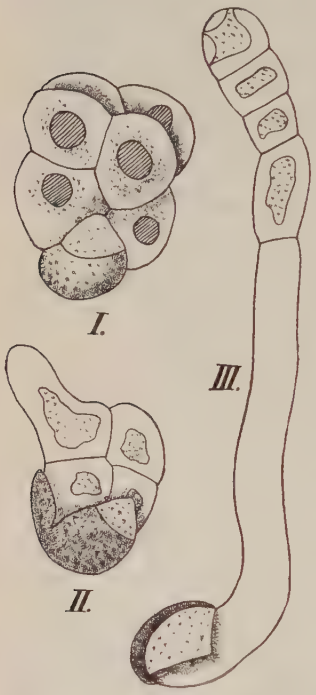


Fig. 119. Anthoceros. Nach Leitgeb. *I* Bei der Keimung ein Zellkörper entstanden; *II* aus demselben entwickelt sich ein Zellfaden; *III* Zellfaden, sofort bei der Keimung gebildet.

Während nun, wie mir ein Versuch mit Plagiochasma Aitoniana zeigte, die Bildung des Keimschlauches auch durch sehr starke Lichtintensität nicht verhindert werden kann, ist bei anderen Lebermoosen, die freilich noch genauerer Untersuchung bedürfen, dieses Verhalten ein anderes. Bei Blasia pusilla, Anthoceros, Alicularia und einigen anderen beblätterten Jungermannieen kann nämlich nach den Beobachtungen von Grönland[3]) und Leitgeb[4]) entweder ein Keimschlauch oder sofort ein Zellkörper entstehen. Aus der Beobachtung von Grönland (a. a. O. p. 16), dafs ersteres nur bei sehr dichter Sporenaussaat, letzteres bei zerstreut liegenden Sporen von Blasia eintritt, geht hervor, dafs äufsere Umstände, und

[1]) Vgl. Schostakowitsch, Flora 79. Bd. (Erg.-Bd. 1894) p. 358 ff.

[2]) Nach Leitgeb (a. a. O. p. 7) soll bei den Marchantieen die Anlage des Pflänzchens aus dem am stärksten beleuchteten Quadranten der Keimscheibe entstehen. Da dieselbe aber rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen abgeflacht ist, so ist ein Quadrant genau ebenso stark beleuchtet wie der andere. Bei Preissia, wo die Keimscheibe zuweilen nur aus zwei Zellen besteht, tritt dies besonders deutlich hervor.

[3]) Mémoires sur la germination de quelques Hépatiques. Annales des sciences nat. 4 sér. t. 1.

[4]) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose I p. 52 ff., II p. 67. — Leitgeb vermutet, dafs die Form der Vorkeime durch Feuchtigkeit bestimmt werde; nach den oben mitgeteilten Thatsachen dürfte aber vor allem das Licht in Betracht kommen.

zwar nach Analogie mit anderen Fällen, die Lichtintensität darüber entscheidet, welche Keimungsart eintritt. Ähnlich wie dies für die Keimscheibe von Preissia geschildert wurde, kann auch der aus der Sporenkeimung von Blasia und Anthoceros entstandene Zellkörper — offenbar infolge verminderter Lichtintensität — wieder zu einem Schlauche auswachsen, der sich wie ein Keimschlauch verhält (vgl. Fig. 119, *I—III*). Dafs die Bildung eines Keimschlauches hier ebenso vorteilhaft ist wie die starke Achsenstreckung der Keimpflanze eines zu tief ausgesäten Samens, ist einleuchtend, es wird dadurch der Keimschlauch an das Licht gebracht. Man kann die Keimschlauchbildung also als Anpassung bezeichnen, die bei den einen Lebermoosen erblich geworden ist, d. h. unter allen Umständen zunächst bei der Keimung auftritt, und nur betreffs ihrer Dauer und Längenentwicklung vom Lichte abhängig ist, während bei anderen schon das erste Auftreten vom Lichte bestimmt wird. Indes gehört die Erörterung der Frage, ob der Keimschlauch ein phylogenetisch älteres Stadium darstelle, nicht hierher; erwähnt sei nur, dafs bei den Farnen sich die Sache ganz ebenso verhält.

Auch bei den Laubmoosen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. An dem Protonema treten Moosknospen nur bei einer Lichtintensität auf, die höher ist als die zum normalen Wachstum des Protonemas ausreichende[1]). Das Protonema kann, wenn die Knospenbildung nicht erfolgt, (theoretisch) unbegrenzt weiter wachsen. Wie früher erwähnt, lassen sich die Anlagen der Moosknospen bis zu einem bestimmten Stadium wieder zur Rückkehr zur Protonemaform veranlassen. Dafs es für ein Moos vorteilhaft ist, wenn die Anlagen zu Moospflanzen nur unter Bedingungen entstehen, die ihnen Aussicht auf Gedeihen bieten, ist klar. Der Aufbau einer Moospflanze stellt namentlich auch an die Assimilationsthätigkeit höhere Anforderungen als der des Protonemas, und auch die Organbildung der beblätterten Moospflanze ist, soweit die dürftigen darüber vorliegenden Untersuchungen ein Urteil gestatten, in höherem Grade vom Lichte abhängig, als dies bei Samenpflanzen und Pteridophyten der Fall ist. Bei etiolierten Pflanzen dieser Gruppen ist, was die Blattbildung betrifft, zwar die Entfaltung oft gehemmt, oder das Blatt ist kleiner als bei der im Licht erwachsenen Pflanze, in den untersuchten Fällen aber ist seine äufsere Gliederung dieselbe wie sonst. Die Fig. 120 zeigt ein Blatt einer bei schwacher Beleuchtung erzogenen Pflanze von Jungermannia bicuspidata, das der normalen Ausbildung gegenüber bedeutend vereinfacht ist, so sehr, dafs es übereinstimmt mit den Blättern, die bei ganz jungen Pflanzen auftreten. Ähnliche Fälle werden sich auch sonst nachweisen lassen.

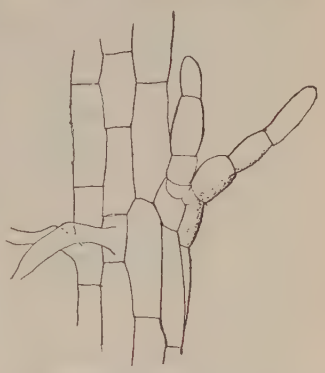


Fig. 120. Jungermannia bicuspidata. Stück eines bei sehr schwacher Beleuchtung erwachsenen Stämmchens. Rechts ein Blatt, welches beinahe nur aus zwei Zellreihen besteht, während das bei normaler Beleuchtung erwachsene Blatt eine Zellfläche darstellt.

Von der Geschlechtsgeneration der Farne sei nur kurz erwähnt, dafs auch hier die Bildung einer Zellfläche höhere Lichtintensität vor-

[1]) Klebs, Über den Einfluſs des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biolog. Centralblatt 1893.

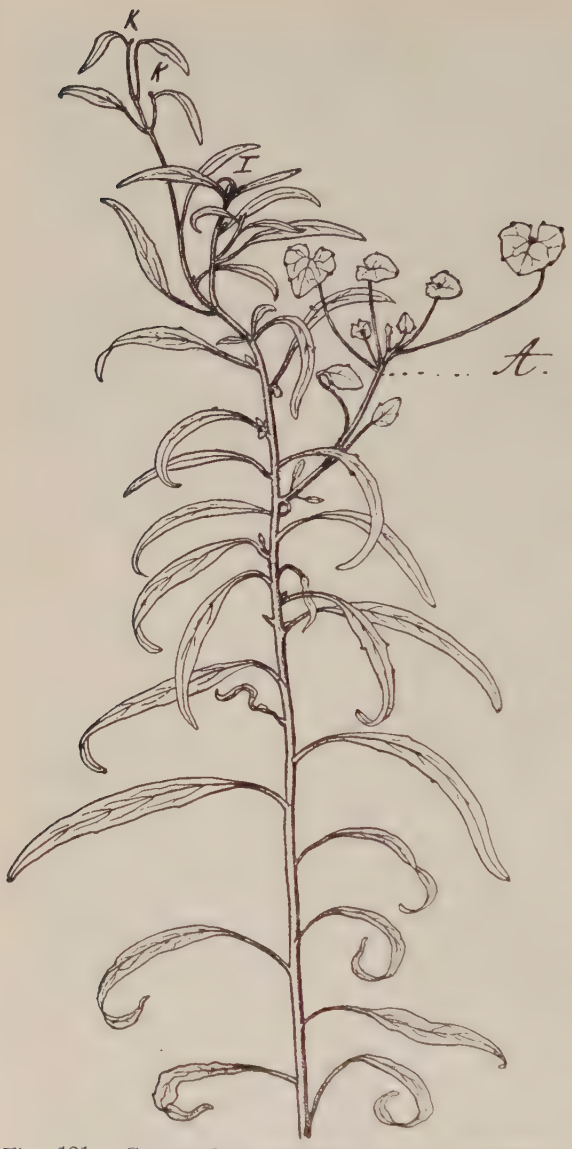


Fig. 121. Campanula rotundifolia. Mit Langblättern besetzter Sprofs, der in schwache Beleuchtung gebracht wurde. Die vorher angelegten Blütenknospen (*K*) sind verkümmert; es hat sich (was unter normalen Verhältnissen nie geschieht) ein Seitensprofs *A* entwickelt, der Rundblätter hervorbringt. Wenn noch keine Blüte angelegt ist, kann auch der Hauptsprofs nach Hervorbringung der Langblätter bei geminderter Lichtstärke wieder zur Bildung von Rundblättern übergehen.

aussetzt als die zur Bildung eines Keimfadens ausreichende, und dafs namentlich auch die Entstehung der Geschlechtsorgane an höhere Lichtintensitäten gebunden ist.

Samenpflanzen.

Vegetationsorgane. In einigen Fällen ist nachgewiesen, dafs die Bildung der Primärblätter (vgl. Abschnitt III) bei schwächerer Lichtintensität erfolgt als die der Folgeblätter, und dafs also die Pflanze bei schwacher Beleuchtung auf dem Primärblattstadium zurückgehalten werden kann. So bei Sagittaria und bei Campanula rotundifolia. Betreffs Sagittaria sei auf das p. 149 Gesagte hingewiesen. Bei abgeschwächtem Licht gezogene Pflanzen bildeten nur die bandförmigen Primärblätter; dafs der Entwicklungsgang sonst ein normaler war, geht auch daraus hervor, dafs die als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane dienenden Knöllchen sich ausbildeten. Ohne Zweifel kann Sagittaria auch durch andere Einflüsse auf dem Primärstadium zurückgehalten werden, in der Natur kommt sie in tiefem oder stark strömendem Wasser häufig in dieser Weise vor.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Campanula rotundifolia, einer typischen Landpflanze[1]).

[1]) Goebel, Über den Einfluss des Lichtes etc. II. Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität. Flora 82. Bd. p. 1 ff. 1896.

Sie hat zweierlei Blätter, die miteinander durch Übergangsformen verbunden sind. Rundblätter und Langblätter. Erstere haben eine rundlich nierenförmige Blattspreite und einen langen Stiel, sie entstehen bei der Entwicklung der Keimpflanzen zuerst, also zu einer Zeit, wo die zwischen anderen Pflanzen wachsenden Campanulakeimpflanzen weniger intensives Licht erhalten werden als später, die Rundblätter sind sozusagen auf geringere Lichtintensitäten „gestimmt". Die Internodien der Sprofsachsen, die sie tragen, sind kurz. Die Langblätter sind ungestielt (resp. kurz gestielt) mit langgestreckter Spreite versehen, sie stehen an den (später normal mit Blüten endigenden) Sprofsteilen mit gestreckten Internodien. Kultiviert man die Pflanze bei schwacher, aber für ihre Ernährung und Primärblattbildung ausreichender Lichtintensität, so kann man sie auf dem Stadium der Rundblattbildung zurückhalten. Selbst wenn schon Langblätter gebildet sind, kann, wie Fig. 121 zeigt, die Pflanze wieder (durch Abschwächung der Lichtintensität) zur Rundblattbildung zurückgeführt werden (vgl. die Figurenerklärung und die a. a. O. angeführten Einzelheiten). Hier sei nur noch bemerkt, dafs, wie meine Versuche ergeben haben, die Keimpflanzen unter allen Umständen zunächst zur Bildung der Rundblattform schreiten, auch bei sehr starker Beleuchtung. Auch aus den Sporen von Funaria bildete sich unter diesen Umständen ein Protonema aus, das nicht weniger entwickelt war als die gewöhnlichen. Dafs auch die Bildung der Fortpflanzungsorgane an das Vorhandensein bestimmter Lichtintensitäten geknüpft ist, ergiebt sich indirekt schon aus dem Vorstehenden: Bei den Moosen entstehen sie ja nur an den beblätterten Stämmchen, und bei Campanula und Sagittaria gehen die „höheren" Blattformen der Blütenbildung voraus.

Die Abhängigkeit der Blütenbildung vom Lichte ist zuerst von Sachs einer genaueren Untersuchung unterworfen worden. Eine oberflächliche Betrachtung könnte zu der Ansicht führen, die Blütenbildung sei vom Lichte unabhängig. Denn wir sehen, dafs Zwiebeln von Hyacinthen, Tulpen etc. ihre Blüten auch im Finstern hervorbringen, und selbst an völlig etiolierten Keimpflanzen von Phaseolus vulgaris, Vicia Faba und Cucurbita Pepo kann man gelegentlich Ansätze zur Blütenbildung wahrnehmen[1]). Allein im ersteren Falle handelt es sich (bei Zwiebeln, Knollen etc.) lediglich um die Entfaltung von schon angelegten Blütenknospen, im zweiten um Samen, welche reich sind an Reservestoffen, unter denen auch die zur Blütenbildung geeigneten Stoffe sich befinden. Setzt man mit Blütenknospen versehene Pflanzen von Brassica, Tropaeolum, Papaver, Cucurbita etc. in das Finstere, so gelangen die Blütenknospen nicht zur Entfaltung, wenn sie in zu früher Jugend dem Lichte entzogen wurden, ältere Knospen entfalten sich, aber oft weniger vollkommen, und bei Tropaeolum trat an einigen sich nicht entfaltenden Blüten Samenansatz ein (also eine Art Kleistogamie). Dagegen bilden die etiolierenden Pflanzen vegetative Sprofsteile, deren Masse gewifs hingereicht hätte, neue Blüten hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auch auf ihre besondere Beschaffenheit ankäme. Sachs nimmt besondere blütenbildende Stoffe an, die in den Laubblättern erzeugt werden, und zwar nur unter dem Einflufs des Lichtes. Sie können aber auch den im Dunkeln befindlichen Pflanzenteilen zugeleitet werden, wie schon die Anlegung der Blütenknospen an unterirdischen Zwiebeln und Knollen zeigt. Noch einfacher ist der Versuch, bei dem ein Teil eines Sprosses in den finsteren

[1]) Sachs, Gesammelte Abhandl. I p. 207.

Raum geleitet wird, während eine Anzahl von Blättern am Lichte bleibt: an den im Finstern neugebildeten Sprossen entstehen dann zahlreiche Blüten; schliefslich treten aber Abnormitäten auf, was damit zusammenhängen mag, dafs der Weg, welchen die „blütenbildenden Stoffe" von den Blättern her zurückzulegen haben, immer länger wird. — Versuche mit Tropaeolum führten Sachs[1]) später zu der Annahme, dafs speciell die ultravioletten Strahlen zur Blütenbildung notwendig seien. Es wurden nämlich Pflanzen hinter einer Lösung von schwefelsaurem Chinin kultiviert, welches die ultravioletten Strahlen in solche geringerer Brechbarkeit verwandelt. Es fand hierbei nur in seltenen Ausnahmefällen die Bildung einer einzelnen Blüte statt, gewöhnlich unterblieb die Blütenbildung ganz und gar. Es ist dabei zu bemerken, dafs die Pflanzen ein wenig etioliert, sonst aber normal waren[2]). Die Frage nach der Bedeutung der ultravioletten Lichtstrahlen bedarf noch eingehenderer Prüfung[2]); sicher ist, dafs die Intensität des Lichtes auch bei der Blütenbildung eine wichtige Rolle spielt, dafs namentlich Blüten zu ihrer Bildung eine höhere Lichtintensität voraussetzen als die zur Bildung der Vegetationsorgane hinreichende. Dies ergiebt sich auch aus den Untersuchungen von Vöchting[3]): „Um ihre Blütenbildung in normaler Weise vollziehen zu können, bedarf die Pflanze einer Beleuchtung, die unter ein gewisses Mafs nicht sinken darf, deren Stärke aber bei den verschiedenen Arten sehr ungleich ist. Schatten- und Samenpflanzen bedürfen verschiedener Helligkeit zur Erfüllung derselben Funktionen..... So bringt Impatiens parviflora, eine Schattenpflanze, vollständige Blüten noch bei einer Beleuchtung hervor, bei der Malva vulgaris, eine Sonnenpflanze, kaum noch Knospen erzeugt ..... Läfst man die Beleuchtung unter das erforderliche Mafs allmählich sinken, so nimmt die Gröfse der ganzen Blüte oder einzelner ihrer Teile ab, bis von einer gewissen Grenze an die Blütenbildung gänzlich still steht. Dem völligen Aufhören der Blütenerzeugung geht bei manchen Arten ein Stadium voraus, in dem zwar noch Knospen angelegt werden, aber in frühem Jugendalter zu Grunde gehen. Die Intensität der Beleuchtung, die jene untere Grenze darstellt, ist für die verschiedenen Arten wieder sehr verschieden." — Der Einfluſs der verminderten Beleuchtung äufsert sich in erster Linie auf die Krone. Bei einigen Arten, wie Melandryum album und rubrum und Silene noctiflora, bleibt sie auf frühem Knospenzustande stehen, während Kelch, Staub- und Fruchtblätter normale Gröfse erreichen. Bei anderen nehmen zwar sämtliche Teile der Blüte an Gröfse ab (so bei Mimulus Tilingii), die eigentlichen Geschlechtsorgane erweisen sich dabei aber weniger vom Lichte abhängig als die Krone. Während sich bei den einen Arten die Blüten bei verminderter Beleuchtung stets öffnen, selbst dann, wenn eine Verkleinerung der Krone oder der ganzen Blüte eingetreten ist, bleibt sie bei anderen geschlossen (vgl. das oben für Tropaeolum Angeführte). Das geschieht namentlich bei Formen, die

[1]) Über die Wirkung ultravioletter Strahlen auf die Blütenbildung. Gesammelte Abhandl. p. 293.

[2]) C. de Candolle hat die Sachsschen Versuche wiederholt (Etude de l'action des rayons ultra-violets sur la formation des fleurs. Archives des sciences physiol. et natur. T. XXVIII 1892). Er fand bei Kultur hinter Chininlösung bei zwei Pflanzen nach 71 Tagen keine Blüten, bei zwei Pflanzen hinter einer gleich dicken Wasserschicht 33 Blütenknospen; bei Lobelia Erinus bildeten sich hinter Äsculin zwar auch Blüten, aber in geringerer Anzahl als hinter Wasser.

[3]) Vöchting, Über den Einfluſs des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsh. Jahrb. XXV p. 149 ff.

Neigung zur Kleistogamie haben, wie Stellaria media, oder eigentliche kleistogame Blüten bilden, wie Linaria spuria. In diesen Fällen (nicht aber z. B. bei Viola) kann man also je nach der Beleuchtungsstärke gewöhnlich sich öffnende (chasmogame) oder kleistogame Blüten hervorrufen. — Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, und eine von mir früher (S. II p. 363) angeführte Thatsache spricht dafür, dafs auch durch Einwirkung anderer Faktoren — bei sonst gleichbleibender Beleuchtungsstärke — die Bildung kleistogamer Blüten erzielt werden kann bei Pflanzen, die solche überhaupt hervorbringen. Ebenso ist anzunehmen, dafs auch für die Blütenbildung überhaupt das Minimum z. B. für die Temperatur vielfach nicht zusammenfällt mit dem für die Bildung der Vegetationsorgane. Dafs bei Pflanzen, an denen infolge unzureichender Lichtintensität die Blütenbildung verhindert wurde, dafür üppigere vegetative Sprofsbildung vielfach auftritt, ist nach dem oben (p. 182) Erörterten nicht überraschend.

Wie weit die Sporangienbildung bei den Gefäfskryptogamen vom Lichte beeinflufst ist, bedarf näherer Untersuchung. Gelegentliche Wahrnehmungen machen es mir, wie früher erwähnt (Flora 1895 p. 116), wahrscheinlich, dafs hier analoge Verhältnisse wie bei der Blütenbildung bestehen.

b) Abflachung und Oberflächenvergröfserung.

Charakteristisch für die hier zu besprechende Erscheinung ist, dafs sie — wie es scheint — nur an chlorophyllhaltigen Organen auftritt. Sehen wir doch gerade an diesen — am auffallendsten an den Blättern — eine bedeutende Oberflächenentwicklung auftreten, deren Nutzen für die vom Lichte abhängige Assimilationsthätigkeit ohne weiteres klar ist. Wir haben schon oben einen derartigen Fall kurz erwähnt: die Keimschläuche der Farnprothallien werden zu Zellflächen erst bei höherer Lichtintensität, während sie bei geringerer als Schläuche weiter wachsen. Ganz dieselbe Erscheinung hat sich nun in einer Anzahl von Fällen bei Pflanzen aus den verschiedensten Abteilungen des Systemes nachweisen lassen, aber wir finden die Erscheinung der Abflachung auf der Lichtseite auch bei Organen, bei denen sie von keinem Nutzen sein kann (wie z. B. den Sprofsachsen plagiotroper Moose (Fig. 113), den kletternden Stämmen einiger Monokotylen u. a.). In anderen Fällen liegt der Nutzen der Abflachung (und, was natürlich nicht immer damit verbunden zu sein braucht, der Oberflächenvergröfserung) deutlich vor Augen.

Besonders lehrreich sind die Erscheinungen bei den Wurzeln einiger Monokotylen und Dikotylen. Die normalen Wurzeln sind im Boden verborgen und dementsprechend chlorophylllos und radiär. Dem Lichte ausgesetzt, haben die Wurzeln einiger (nicht aller) Pflanzen die Fähigkeit zu ergrünen. Regelmäfsig geschieht dies bei den Luftwurzeln der Orchideen und dann derjenigen Podostemaceen, welche überhaupt Wurzeln besitzen. In beiden Familien haben diese chlorophyllhaltigen Wurzeln nun vielfach eine andere als die gewöhnliche Gestalt angenommen. Sie gewinnen eine dorsiventrale Ausbildung, die sich bei den Orchideenluftwurzeln, namentlich in dem Bau des Velamens ausspricht; aufserdem tritt vielfach auch eine Abflachung dieser Wurzeln

[1]) Der Name Taeniophyllum rührt daher, dafs Blume die flachen, chlorophyllhaltigen Wurzeln für Blätter hielt (vgl. die Abbildung S. I p. 194).

ein, die so weit gehen kann, dafs sie blattähnlich[1]) werden. Bei den dem Substrat anliegenden Wurzeln ist bei der Abflachung zu unterscheiden zwischen der auf der Substratseite und der auf der Lichtseite eintretenden. Erstere wird durch das feste Anlegen der Wurzeln an das Substrat (Baumrinden, Steine etc.) hervorgebracht (vgl. auch das oben p. 178) über Sprofsachsen Angeführte), letztere, sowie überhaupt die Verschiedenheit von Licht- und Schattenseite wenigstens in manchen Fällen durch das Licht[1]). So bei Sarcanthus rostratus und S. Parisii, Epidendron nocturnum, Phalaenopsis amabilis. Die im Substrate verborgenen Wurzeln der letzteren Pflanze z. B. sind cylindrisch und radiär, die am Lichte wachsenden dagegen sind auf der Lichtseite abgeplättet, und hier zeigt auch die Wurzelhülle einen andern Bau, als auf der Schattenseite, der sich darin ausspricht, dafs hier mehr Schutz gegen Transpiration geboten wird als auf der Substratseite. Bei den ebenfalls dorsiventralen Luftwurzeln von Angraecum fusciola dagegen ist der dorsiventrale Bau nicht direkt vom Lichte bedingt, die Wurzeln bilden sich im Finstern ebenso aus.

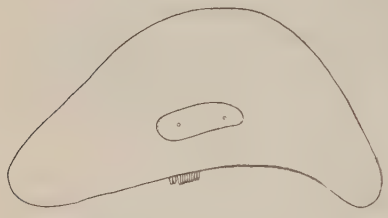


Fig. 122. Querschnitt durch die dorsiventrale, chlorophyllhaltige Wurzel der Podostemacee Oenone leptophylla. Sie ist auf der Unterseite, welche an dem Substrat durch zahlreiche Haare (einige derselben angedeutet) befestigt ist, abgeflacht, aber auch die Oberseite ist abgeflacht; der Leitbündelstrang liegt exzentrisch.

Ganz analog verhalten sich die auf dem Gestein ausbreitenden Wurzeln der Podostemaceen[2]). Die Fig. 122 giebt einen Querschnitt, der die dorsiventrale Gestaltung deutlich zeigt: auf beiden Seiten ist eine Abflachung eingetreten, eine Abflachung, die ungemein weit geht bei Dicraea algaeformis und Hydrobryum (vgl. im speciellen Teile das Kap. „Wurzel"). Experimentelle Untersuchungen liegen über diese Fälle bis jetzt nicht vor. Wir dürfen aber wohl annehmen, dafs wenigstens bei manchen derselben die Oberflächenvergröfserung eine direkte Lichtwirkung ist, und wir werden geneigt sein, anzunehmen, dafs diese bei andern „erblich geworden" ist.

Die meisten Kakteen haben unter Verkümmerung ihrer Blätter ihre Sprofsachsen zu Assimilationsorganen (und Speicherorganen) umgestaltet. Diese zeigen vielfach die Erscheinung der Oberflächenvergröfserung, die in verschiedener Weise vor sich gehen kann[3]). Die Sprofsachsen vieler Opuntia-Arten sind stark abgeflacht, sie gehen aus einem radiären Vegetationspunkt hervor und zeigen ihre ursprünglich radiäre Anlage auch darin, dafs sie allseitig mit Dornbüscheln besetzt sind. Bei einigen Formen (vgl. Op. leucotricha Fig. 123) wurde nun festgestellt[4]), dafs die Abflachung bei Lichtabschlufs unterbleibt, die etiolierten Sprosse also cylindrisch weiter wachsen. Bei andern Arten sind nach gelegentlichen Wahrnehmungen die etiolierten Sprosse zwar flach, aber viel schmaler

[1]) Vgl. Janczewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. des scienc. nat. 1885. Goebel, S. I p. 197, II p. 351.

[2]) Betreffs der Lebensverhältnisse dieser merkwürdigen Gruppe vgl. S. II p. 2.

[3]) Vgl. S. I.

[4]) Goebel, Über die Einwirkung des Lichtes auf Kakteen und andere Pflanzen. Flora Bd. 1895 p. 96 ff. Daselbst sind auch die Mitteilungen von Sachs citiert.

als die normalen. Setzt man derartige Sprosse dem Lichte aus, so erfolgt an den neu zuwachsenden Teilen die normale, flache Ausbildung, und zwar nach Sachs bei kräftiger einseitiger Beleuchtung, so dafs die Flächen rechtwinklig zum einfallenden Lichtstrahl stehen. Lehrreich ist namentlich das Verhalten derjenigen Opuntiaarten, bei welchen die Abflachung nicht durch Abflachung, sondern durch Höckerbildung auf der Stammoberfläche erfolgt: die Bildung dieser Höcker unterbleibt z. B. bei Op. arborescens im Finstern. Bei Phyllocactus (einer Gattung, die von Cereus nur durch habituelle Merkmale getrennt ist) werden die Assimilationssprosse blattartig, die Dornbüschel stehen nur an den Rändern. Bei Ph. latifrons werden im Finstern die Sprosse lediglich schmal, bleiben aber bilateral, nur dafs eben wie bei etiolierten Marchantieen die Flügelbildung sehr verringert ist. Bei Ph. phyllanthoïdes (der aber mit Cereusarten sehr häufig bastardiert ist) ist die Neigung, mehrkantige, flügellose Sprosse zu bilden, noch viel mehr vorhanden, man erhält im Finstern Sprosse mit mehreren Reihen von Dornbüscheln; setzt man sie der Beleuchtung aus, so tritt Flügelbildung und dann Reduktion der Flügel auf zwei ein. Auf die Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden[1]). Die geschilderte Lichtwirkung ist keineswegs auf die Kakteen beschränkt. In Fig. 124 ist ein Sprofsstück von Genista sagittalis abgebildet. Die Blätter sind hier sehr reduziert, die Sprofsachse breit geflügelt, wie dies das rechts stehende Stück zeigt. Links ist ein im

Fig. 123. Opuntia leucotricha. Pflanze, welche im Finstern ausgetrieben hat. Die hier entfalteten Sprosse sind cylindrisch (nicht abgeflacht, wie die Lichtsprosse). Ihre Internodien haben sich nicht (wie bei andern etiolierten Sprossen sonst die Regel ist) überverlängert.

[1]) Vgl. betreffs derselben aufser der angeführten Litteratur auch Vöchting in Pringsh. Jahrb. Bd. XXVI p. 438 (Über die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen).

Dunkeln entwickelter Seitensprofs. Hier sind die (von den Blattbasen ausgehenden) Flügel nur als wenig hervortretende Kanten angedeutet, der ganze Sprofs hat ein durchaus anderes Aussehen gewonnen, weil die Oberflächenvergröfserung nicht stattgefunden hat. Nicht alle Pflanzen aber reagieren gleich. Die blattähnlichen Zweige von Ruscus aculeatus z. B. sind an etiolierten Sprossen zwar kleiner als die am Lichte erwachsenen, aber stimmen sonst in ihrer Gestalt mit ihnen überein. Von „niederen" Pflanzen sei hier angeführt, dafs an etiolierten Marchantieen, ferner Blyttia u. a. im Dunkeln erwachsenen Sprossen der Thallus ganz schmal bleibt. Auch

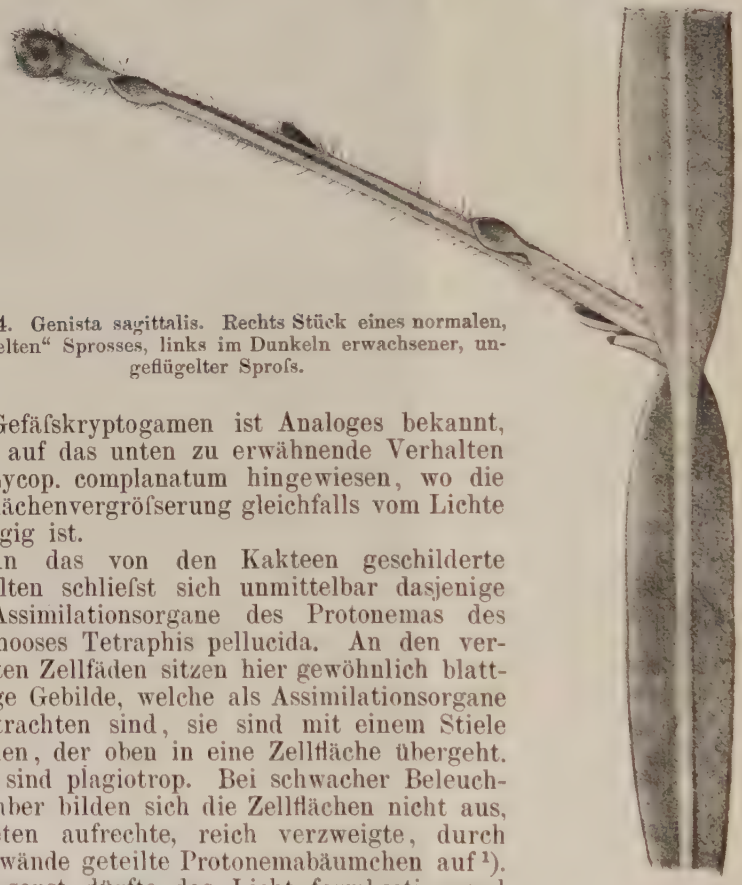


Fig. 124. Genista sagittalis. Rechts Stück eines normalen, „geflügelten" Sprosses, links im Dunkeln erwachsener, ungeflügelter Sprofs.

von Gefäfskryptogamen ist Analoges bekannt, es sei auf das unten zu erwähnende Verhalten von Lycop. complanatum hingewiesen, wo die Oberflächenvergröfserung gleichfalls vom Lichte abhängig ist.

An das von den Kakteen geschilderte Verhalten schliefst sich unmittelbar dasjenige der Assimilationsorgane des Protonemas des Laubmooses Tetraphis pellucida. An den verzweigten Zellfäden sitzen hier gewöhnlich blattförmige Gebilde, welche als Assimilationsorgane zu betrachten sind, sie sind mit einem Stiele versehen, der oben in eine Zellfläche übergeht. Diese sind plagiotrop. Bei schwacher Beleuchtung aber bilden sich die Zellflächen nicht aus, es treten aufrechte, reich verzweigte, durch Längswände geteilte Protonemabäumchen auf[1]). Auch sonst dürfte das Licht formbestimmend auf die Ausbildung der Protonemen wirken. Bei Diphyscium foliosum haben dieselben Assimilationsorgane, die teils flach, blattähnlich, teils kreiselförmig gestaltet sind – die Verschiedenheit ist wahrscheinlich durch Beleuchtungsverhältnisse bedingt, und statt der sonst flachen Protonemabildungen von Sphagnum treten gelegentlich auch solche auf, die den Keimscheiben der Marchantieen gleichen (vgl. den speciellen Teil).

[1]) Vgl. Correns, Über die Brutkörper der Georgia pellucida und der Laubmoose überhaupt. Ber. der D. bot. Ges. XIII p. 426.

Bei sehr schwacher Beleuchtung kommen bei Codium[1]), einer Siphonee, welche aus einem vielfach verzweigten und verflochtenen Schlauche besteht, die grofsen peripherischen, der Assimilation dienenden blasenförmigen Auszweigungen nicht zu stande, es unterbleibt also auch hier die Oberflächenvergröfserung.

Ebenso entstehen bei Caulerpa[2]) die blattähnlichen Organe nur am Lichte (von bestimmter Intensität), im Dunkeln bilden sich statt ihrer cylindrische Organe.

Mit Recht hat Sachs darauf hingewiesen, dafs die bedeutende Oberflächenentwicklung des Vegetationskörpers den Flechten gegenüber demjenigen der Pilze durch den Chlorophyllgehalt derselben bedingt sei, der eine andere Reaktion gegenüber den Einwirkungen des Lichtes bedingt.

Mit der Herstellung einer günstigen Assimilationsfläche steht auch, wie wir oben sahen, die Erscheinung der Anisophyllie meist im Zusammenhang, ihre Abhängigkeit von äufseren Faktoren sei deshalb — soweit wir sie kennen — hier besprochen.

c) Anisophyllie.

In Kap. II wurde diese Erscheinung ausführlich besprochen. Wir haben gesehen, dafs, wie Herb. Spencer zuerst richtig erkannte, der Vorteil der Anisophyllie in der Herstellung einer günstigen Assimilationsfläche liegt. Damit ist aber noch nicht gesagt, dafs das Licht auch der bestimmende Faktor für das Zustandekommen der Anisophyllie sein müsse. Dafs aber die Anisophyllie vom Lichte erheblich beeinflufst wird, habe ich an einem Beispiele schon vor einer Reihe von Jahren gezeigt[3]), und zwar an dem der Tanne, Abies pectinata. Die plagiotropen Seitenäste dieses Baumes sind bekanntlich dorsiventral. „Es zeigt sich dies sowohl in der Stellung, als in der Ausbildung der Nadeln. Die erstere ist bei Abies pectinata eine verschiedene, je nach den Beleuchtungsverhältnissen. Bei den unteren Zweigen im Schlufs stehender Bäume oder bei jüngeren Exemplaren, die im Schatten älterer wachsen, sind die sämtlichen Nadeln „gescheitelt", d. h. sie sind durch Drehung an der Blattbasis so gestellt, dafs sie ihre grüne (Ober-)Seite nach oben, dem Lichteinfalle zu, ihre weifse Unterseite nach unten kehren. Ein solcher Sprofs verhält sich dann wie ein Marchantia-Thallus: er besitzt eine von der Unterseite verschieden gebaute Oberseite. Dies zeigt sich auch in den Gröfsenverhältnissen der Blätter: die auf der Oberseite stehenden Blätter sind bedeutend kürzer als die auf der Unterseite stehenden. Einige Messungen der Blattlänge mögen dies zeigen.

1. Blatt auf der Zweigunterseite, das seine Oberseite ohne Drehung der Blattbasis nach oben kehrt: 16 Millim.
2. Darauf folgendes Blatt auf der Flanke der Rückenseite genähert: 10,5 Millim.
3. Nächstes ganz auf der Oberseite inseriertes: 8 Millim.
4. Nächstes ganz auf der Unterseite inseriertes: 18 Millim.

---

[1]) Berthold, Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. XIV.
[2]) Klemm, Über Caulerpa prolifera. Flora 1893 p. 460
[3]) Vergleichende Entwicklungsgeschichte 1883 p. 140. Vgl. auch meine Bemerkungen „Über einige Fälle von habitueller Anisophyllie". Botan. Zeitg. 1880 p. 839, wo die Beziehungen zum Lichte und zum plagiotropen Wuchse hervorgehoben sind.

Die Differenz beträgt also zuweilen mehr als das Doppelte, die kleinsten Blätter sind die am weitesten auf der Oberseite stehenden, die gröfsten die auf der Schattenseite stehenden, die aber in Wirklichkeit am Sprofs seitliche Stellung einnehmen. Die Blätter am aufrecht wachsenden Hauptsprofs dagegen sind alle gleich grofs, mit ihnen verglichen haben die auf der Lichtseite stehenden Blätter an den Zweigen eine Hemmung in ihrer Ausbildung erlitten. Bei freistehenden, kräftiger Beleuchtung ausgesetzten Zweigen sind die Nadeln nicht gescheitelt, ihre Fläche ist also nicht rechtwinklig zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen gestellt, sondern die Nadeln sind alle miteinander mehr oder minder steil gegen die Rückseite des Sprosses hin aufgerichtet, und die rückenständigen Nadeln zeigen dabei auch nicht selten auf ihrer Oberseite Wachsstreifen, welche aber nicht so stark entwickelt sind wie die auf der Unterseite. Die Anisophyllie tritt auch hier hervor, aber doch nicht so auffallend wie in dem oben genannten Falle, sie ist ohne Messung kaum wahrnehmbar. Einige Beispiele beliebig herausgegriffener rückenständiger (a) und bauchständiger (b) Nadeln mögen dies zeigen.

a	b
19 Millim.	22 Millim.
16 Millim.	21 Millim.

Zuweilen sind die Differenzen gröfser, zuweilen auch kleiner. Die Beziehungen der Dorsiventralität zur Beleuchtung sind auch hier einleuchtend; das Kleinbleiben der rückenständigen Nadeln ist für den Sprofs vielleicht insofern vorteilhaft, als dadurch eine Verdeckung der seitenständigen Nadeln vermieden wird."

Wir sehen also, dafs bei stark beleuchteten Zweigen die Anisophyllie fast verschwunden, bei schwach beleuchteten dagegen stark ausgeprägt ist, dies möchte ich namentlich deshalb betonen, weil die Dorsiventralität hier von manchen Autoren als Schwerkraftswirkung betrachtet wird. So von Kny[1]), auf Grund folgenden Versuches.

„Mehrere Zweige von Abies pectinata wurden Anfang November 1871 in umgekehrter Stellung festgebunden. Als dieselben im Frühjahr 1872 ihre Knospen, ohne seitliche Drehung zu erleiden, entfalteten, erfuhr die Horizontalstellung der Blätter eine der neuen Lage entsprechende Änderung, so dafs die Rückenseite nach oben, die Bauchseite nach unten gekehrt war; dagegen blieb die Anisophyllie in demselben Sinne erhalten, wie sie bei normaler Stellung aufgetreten wäre, d. h. es waren die oberen Blätter die längeren, die unteren die kürzeren. Das relative Verhältnis der längsten und der kürzesten Blätter zeigte sich nur wenig vermindert. Erst im Frühjahr 1873, also $1^1/_2$ Jahre nach Beginn des Versuchs, trat der Einfluss der neuen Lage auf die Massenentwicklung der Blätter unzweideutig hervor, indem jetzt an den neu austreibenden Knospen (welche am Muttersprofs nach erfolgter Umkehrung angelegt waren) sich die Anisophyllie, der neuen Lage entsprechend, umgekehrt zeigte."

Dieser Versuch zeigt zunächst, dafs die Anisophyllie schon in der Knospe bestimmt ist. Dasselbe habe ich (a. a. O. p. 840) auch für die Knospen von Aesculus Hippocastanum nachgewiesen, welche anisophylle

[1]) Kny, Über die Bedeutung der Florideen in morphologischer und histologischer Beziehung und den Einfluss der Schwerkraft auf die Coniferenblätter. Botan. Zeitung 1873 p. 433.

Sprosse (in der durch die Lage am Muttersprofs bedingten Weise) entwickeln, auch wenn sie in den verschiedensten Lagen austreiben, auch im Finstern. In dem Knyschen Versuch war aber die Einwirkung des Lichtes nicht ausgeschlossen, die oben angeführten Thatsachen zeigen, dafs es für die Anisophyllie wesentlich mit in Betracht kommt. Wahrscheinlich spielen dabei auch Korrelationserscheinungen eine Rolle. Die seitlichen und unteren Blätter eines Tannenzweiges können rascher ihre „fixe Lichtlage" erreichen als die der Oberseite, die eine starke Drehung ausführen müssen. Einem stark beschatteten Zweige aber werden überhaupt weniger Baustoffe zufliefsen als einem stark beleuchteten, thatsächlich ist auch die Gesamtmasse der Blätter bei beiden sehr verschieden. Wenn wir nun annehmen, dafs beschattete Blätter in ihrem Wachstum gehemmt werden[1]), so mufs diese Hemmung bei den oberen Blättern sich mehr geltend machen als bei den andern, welche die verfügbaren Stoffe rascher an sich ziehen können, weil sie durch ihre Flächestellung früher in die Lage gelangen, das Licht auszunützen. Die Schwerkraft wirkt natürlich in beiden Fällen gleich ein, ist aber nicht imstande, eine erhebliche Anisophyllie hervorzubringen. Ein anderer Fall, in welchem Anisophyllie direkt durch das Licht bedingt ist, ist bei L. complanatum vorhanden (vgl. Fig. 125). Ich verfinsterte im Herbst die oberirdischen Teile mehrerer Pflanzen an ihrem natürlichen Standort durch Überstülpen eines Topfes. Die im nächsten Jahre entwickelten Teile waren radiär. Wir haben früher (p. 88 ff.) gesehen, dafs die Anisophyllie hier eine sehr eigentümliche und an den

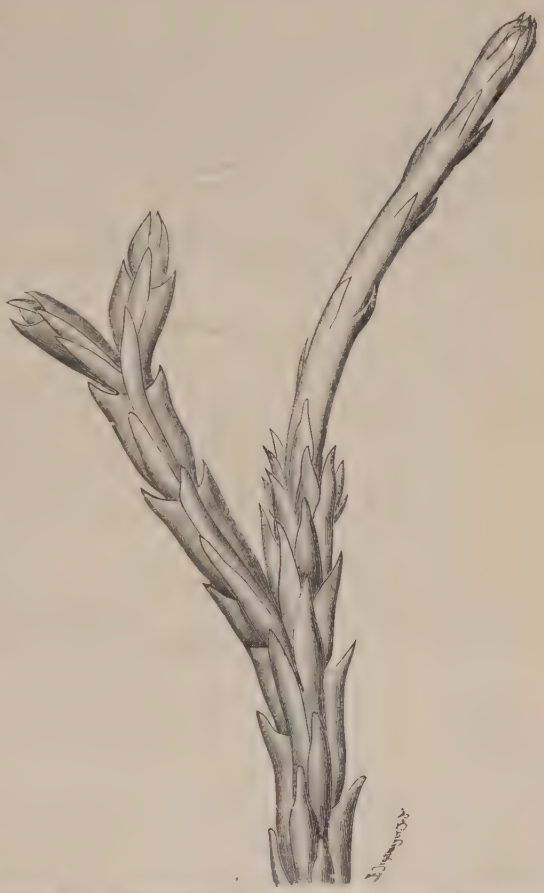


Fig. 125. Lycopodium complanatum (vergr.). Sprofs, der im Dunkeln ausgetrieben hat; nur die Hauptachse des (Seiten-) Sprosses hat ausgetrieben und der neu zugewachsene Teil hat radiäre Ausbildung erfahren.

[1]) Auch Weisse fand bei Acer platanoides, dafs bei beschatteten Blättern das Wachstum der Spreite und des Stieles eine Herabsetzung erfahren hatte (Zur Kenntnis der Anisophyllie von Acer platanoides. Ber. der D. bot. Gesellsch. XIII p. 379). Ferner Wiesner, Photometrische Untersuchungen. Sitzungsber. der math.-naturw. Kl. der Akad. der Wiss. in Wien CII. Bd. p. 291—350. 1893.

Sprossen verschiedener Ordnung verschieden stark ausgeprägte ist. Die Seitensprosse letzter Ordnung, die am meisten abgeflacht und nur mit vier Blattreihen versehen sind, trieben im Finstern überhaupt nicht aus[1]), wohl aber die gleichfalls schon stark dorsiventralen und anisophyllen relativen Hauptachsen. An dem in Fig. 125 abgebildeten Sprosse z. B. hatten die Seitenblätter den charakteristischen Kiel auf dem Rücken, auf der Ober- und der Unterseite befanden sich je zwei Blattreihen, die voneinander verschieden ausgebildet waren in der früher beschriebenen Weise; es tritt auch auf dem Querschnitt Fig. 126 links deutlich hervor, dafs auf der Lichtseite die Blattpolster mehr gefördert sind als auf der Schattenseite. Die im Finstern entwickelten Sprosse aber hatten die Anisophyllie ganz und gar verloren, die Blätter waren sämtlich gleich entwickelt, keine Spur der Kielbildung an den seitlichen Blättern, nur eine leichte Abflachung der Sprofsachse war erkennbar (vgl. Fig. 126, rechts). Auch die Verzweigung geschah nicht mehr in einer Ebene, und es bildeten sich nicht die blattähnlichen Seitensprosse begrenzten Wachstums, kurz, diese Sprosse verhielten sich im wesentlichen wie die unterirdischen Rhizomsprosse, Dorsiventralität und

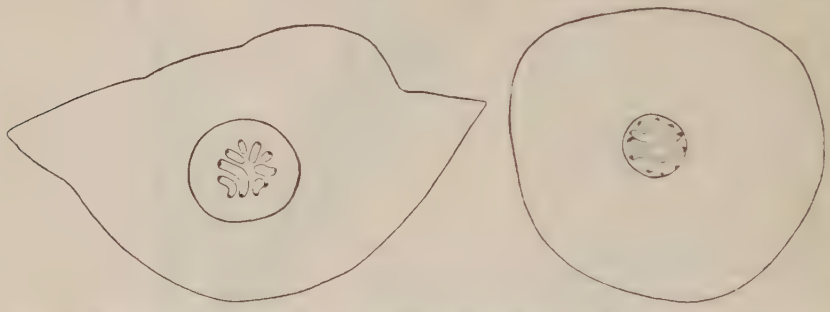


Fig. 126. Lycopodium complanatum. Querschnitt durch ein und dieselbe Sprofsachse. (links am Lichte, rechts im Dunkeln gewachsen).

Anisophyllie wurden direkt durch das Licht hervorgerufen. In andern Fällen aber, so bei den oben angeführten Fällen habitueller Anisophyllie bleibt auch bei etiolierten Sprossen die Anisophyllie erhalten, so bei Goldfussia anisophylla u. a.

Bei aufrecht wachsenden Sprossen dieser Art ist sie vermindert, aber nicht aufgehoben, sie kann aber auch hier ursprünglich durch Beleuchtungsverhältnisse veranlafst sein.

Die oben für Goldfussia angeführten Thatsachen (vgl. die früher für Centrad. grandifolia angeführte Bot. Zeit. 1880 p. 840) führten mich zu der Anschauung, dafs bei der Anisophyllie auch innere Symmetrieverhältnisse, die Lage des Seitensprosses zum Hauptsprofs in Betracht komme, eine Anschauung, der sich auch Wiesner angeschlossen hat, der speciell auf die Förderung der Aufsenseite der Seitensprofse hinweist. Wenn Wiesner aber z. B. aus einer starken Beeinflussung der ungleichen Blattentwicklung durch die Lage zum Muttersprofs folgert: „wenn kräftige, mit axillaren Sprofsanlagen versehene Stämme von

[1]) Auch an den plagiotropen Sprofssystemen mancher Moose blieb bei Entwicklung in schwacher Lichtintensität die Entwicklung der Seitenachsen aus.

[2]) Anisomorphie p. 42.

Urtica dioïca oder von Scrophularia officinalis horizontal zu liegen kommen, so entwickeln sich an den Seiten dieser Stämme Axillarsprosse mit starker Anisophyllie, an welchen die äufseren, also die von der Mutterachse abgewendeten, Blätter stärker ausgebildet sind, als die inneren, der Mutterachse zugekehrten", so scheint mir das nicht beweisend; denn es kann hier, solange der Sprofs noch vertikal war, eine Induktion der Knospe stattgefunden haben, die sich dann auch bei der horizontalen Lage noch äufsert.

Es sei schliefslich noch der Versuch Franks [1]) angeführt. Er kehrte einen horizontalen Zweig von Acer platanoïdes um, als seine Endknospe sich so weit geöffnet hatte, dafs zwei Blattpaare sichtbar waren. Das erste Blattpaar behielt trotz der verschiedenen Lage die einmal induzierte Differenz bei [2]), das zweite nur anfangs, später überwog das jetzt unten liegende Blatt das obere, und beim dritten Blattpaare war dies von Anfang an der Fall. Das Licht war hier indes nicht ausgeschlossen,

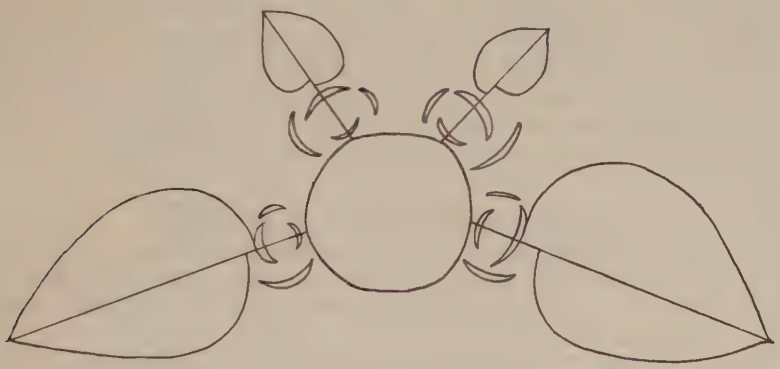


Fig. 127. Goldfussia glomerata. Schema der Blattstellung und Blattsymmetrie. Die Blätter stehen ursprünglich in gekreuzten Paaren, werden aber später in der angedeuteten Weise verschoben.

und wenn Frank daraus, dafs bei Acer obtusatum im Finstern austreibende Knospen die untern Blätter mehr entwickeln als die obern, auf die Einwirkung der Gravitation schliefst, so ist dies insofern unberechtigt, als hier die Anisophyllie schon in der Knospe induziert sein kann, wie wir dies oben von Aesculus und Abies hervorgehoben haben. Bei Sprossen von Abies canadensis betrug die Länge der Oberblätter im Lichte durchschnittlich 4,7 mm, die der Unterblätter 12 mm, bei in natürlicher Lage im Dunkeln ausgetriebenen 6,2 mm und 11,6 mm, in umgekehrter Lage im Dunkeln 7,2 mm und 10,3 mm. Frank schliefst aus diesen Zahlen, dafs aufser der Gravitation auch das Licht hier bei der Anisophyllie mitwirke.

Jedenfalls zeigen die obigen Ausführungen, dafs die Anisophyllie eine verwickelte, mit verschiedenen Faktoren im Zusammenhang stehende ist, die aber ursprünglich überall eine von bestimmten, meist äufseren

[1]) Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzenteile. Botan. Zeitg. 1868 p. 873.

[2]) Dasselbe zeigte sich auch bei den Klinostatversuchen von Weisse, die meinen kurzen Angaben über Aesculus gegenüber nichts Neues ergeben haben.

Faktoren veranlafste sein dürfte. Diese können unmittelbar die Gestaltung beeinflussen (Abies pectinata, Lycopodium Chamaecyparissus) oder dem Vegetationspunkt der Knospe bestimmte Eigenschaften aufprägen (und zwar nach dem Frankschen Experiment den erstangelegten Blättern am meisten), oder die „Induktion" ist wie bei den habituell anisophyllen Pflanzen eine dauernde. Und eine solche Induktion könnte man schliefslich auch für die Fälle annehmen, in denen die Anisophyllie lediglich von der Lage des Seitensprosses zur Mutterachse abzuhängen scheint. Es werden weitere Untersuchungen zur völligen Klarstellung der Frage erforderlich sein, Untersuchungen, die namentlich auch die — möglicherweise schon sehr frühzeitig eintretende — Induktion des Vegetationspunktes der Seitensprosse in Betracht zu ziehen haben werden.

Kolderup-Rosenvinge hat für Centradenia floribunda gefunden[1]), dafs bei horizontal umgekehrt befestigten Sprossen die Anisophyllie umgekehrt wird, d. h. also die gröfseren Blätter auf der früheren Oberseite stehen. Dafs in der That die Anisophyllie dieser Pflanze durch die Lage der Sprosse zum Horizont sehr erheblich beeinflufst wird, ergiebt sich schon daraus, dafs die vertikal wachsenden Sprosse sie beinahe gar nicht zeigen, die horizontalen in sehr erheblichem Mafse. Der erwähnte Umkehrungsversuch beweist noch nicht, dafs die Schwerkraft der ausschlaggebende Faktor bei der Anisophyllie ist, da das Licht den Sprofs ja gleichfalls in horizontaler Lage anders beeinflussen kann, als in vertikaler.

d) Funktionsänderung durch das Licht.

Die hier anzuführenden Fälle qualitativer Beeinflussung der Organbildung durch das Licht sind von den im vorhergehenden behandelten natürlich nicht scharf zu trennen; immerhin wird es lehrreich sein, sie besonders hervorzuheben.

Die Gestaltung von dem Licht entzogenen unterirdischen Organen weicht (ganz abgesehen natürlich von dem Chlorophyllmangel etc.) meist sehr von den homologen, aber dem Lichte ausgesetzten Organen ab. So haben Rhizome und Ausläufer statt der Laubblätter schuppenförmige Niederblätter. Nicht immer ist diese Verschiedenheit vom Lichte direkt abhängig. Bei Circaea ist dies aber der Fall[2]). Die Keimpflanzen bilden zunächst nur einen oberirdischen Sprofs. In den Achseln der untersten Laubblätter bilden sich Zweige, die sich nach der Erde hin wenden. Sie besitzen zunächst Laubblätter, die — wohl im Zusammenhang mit dem geneigten Wuchs — kleiner werden, als die der orthotropen Sprosse. Sobald die ersteren in den Boden eindringen, bilden sie statt der Laubblätter die viel einfacher gestalteten Schuppenblätter; läfst man einen derartigen Ausläufer dauernd bei Lichtzutritt wachsen (z. B. in einer beleuchteten Wasserkultur), so bilden sich statt der Schuppenblätter kleine Laubblätter aus, die sich nicht wie die Schuppenblätter der Sprofsachse anlegen, sondern von ihr abstehen, was jedenfalls mit dem Chlorophyllgehalt zusammenhängt[3]). Ähnlich scheinen sich die Ausläufer der Hieracien zu verhalten, während z. B. die von Adoxa moschatellina auch bei Beleuchtung Niederblätter bilden.

[1]) Organisation dorsiventrale des plantes. Revue de botanique I p. 130.

[2]) Goebel, Beitr. zur Morphol. und Physiol. des Blattes. Bot. Zeitg. 1880 p. 794.

[3]) Orthotrope Sprosse von Ciraea bilden auch bei Verfinsterung keine Niederblätter, sondern etiolierte Laubblätter; es mufs der Sprofs also von ganz bestimmter Beschaffenheit sein, um in der angegebenen Weise zu reagieren.

Ähnliche Beispiele lassen sich namentlich von Algen anführen. Oedocladium protonema[1]) ist eine landbewohnende Alge mit oberirdischen, reich verzweigten, chlorophyllhaltigen Fäden und dünnen, farblosen, spärlicher verzweigten, unterirdischen „Wurzeln". Werden diese dem Lichte ausgesetzt, so ergrünen sie und bilden sich in normale, kurzgliederige Lichttriebe um. Andererseits entstehen an Pflänzchen, deren „Wurzeln" entfernt sind, in kurzer Zeit neue Wurzeln, die sich durch ihre spärlich grüne Farbe und ihren negativen Heliotropismus auszeichnen. Bald sind es Neubildungen, bald gehen sie aus der Spitze grüner Zweige hervor, wobei, wie ich vermuten möchte, Beleuchtungsverhältnisse ausschlaggebend sind. Wenigstens hat Berthold (a. a. O. p. 673) bei Meeresalgen folgendes beobachtet: „Bringt man Exemplare von verschiedenen Fadenalgen, z. B. Callithamnion, Bryposis, Ectocarpus, aus dem Freien in Kulturgefäfse bei schwacher Beleuchtung, so wachsen die Scheitel unmittelbar zu rhizoidenartigen Fäden aus," und Noll[2]) gelang es, bei Bryopsis an umgekehrt eingepflanzten Exemplaren die chlorophyllhaltigen Kurztriebe, ja die Spitze der Pflanze selbst zur Rhizoidbildung zu veranlassen, während sonst Rhizoïden nur am basalen Teil der Pflanze auftreten. Auch hier aber kommt es auf den Zustand an, in dem die Pflanze sich befindet: kräftig wachsende Sprofsspitzen werden nicht zu Rhizoiden, sondern richten sich negativ geotropisch auf und wachsen als Assimilationsorgane weiter.

Die zuletzt betrachteten Fälle erinnern an die oben angeführte Thatsache, dafs auch bei höheren Pflanzen Lichtmangel resp. schwache Beleuchtung die Wurzelbildung begünstigt; in den Fällen, wo die Organdifferenzierung noch keine scharfe ist, kann dies dazu führen, dafs direkt ein Assimilationsorgan sich zur Wurzel (Rhizoid) umbildet.

e) Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltungsverhältnisse der Pilze.

Die Organbildung der chlorophyllosen dikotylen Schmarotzerpflanzen, z. B. Orobanchen, Lathraea, Balanophoreen, vollzieht sich bei Lichtabschlufs, auch die Blütenbildung. Es kann indes wohl keinem Zweifel unterliegen, dafs die „blütenbildenden" Stoffe des Parasiten hier durch die Nährpflanze gebildet werden. Es wäre von Interesse, dies experimentell zu prüfen, wozu die einjährigen Orobanchearten sich besonders eignen würden. Ist ihre Blütenbildung von denselben Faktoren abhängig wie die der Nährpflanze? Möglich ist es freilich, dafs eine solche Abhängigkeit nicht besteht. Denn bei manchen Pilzen ist der Entwicklungsgang vom Lichte ganz unabhängig, während er bei andern stark von ihm beeinflufst ist. Bekannt genug ist ja, dafs Agaricus campestris in den Champignontreibereien bei mehr oder minder vollständigem Lichtabschlufs erzogen wird, und dafs die (teils den Basidiomyceten, teils den Ascomyceten angehörigen) „Hypogaeen" gleichfalls ihren ganzen Entwicklungsgang bei Lichtabschlufs vollziehen. Ebenso bildet z. B. Basidiobolus ranarum[3]) sowohl seine ungeschlechtlichen (Conidien), als seine geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane in derselben Weise am Lichte wie im Dunkeln. Zunächst sei eine richtende Wirkung des Lichtes auch hier angeführt.

---

[1]) E. Stahl, Oedocladium protonema, eine neue Oedogoniaceengattung. Pringsh. Jahrb. XXIII.

[2]) Noll, Über den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. a. d. bot. Inst. in Würzburg III p. 466.

[3]) Raciborski, Flora 82. Bd. p. 117 ff.

Bei Polyporus fomentarius und Daedalea quercina, holzbewohnenden Polyporeen, befindet sich das sporenbildende Hymenium der Fruchtkörper normal auf der nach unten gekehrten Seite, welche dem Lichte abgewendet ist; kehrt man den Klotz, auf dem der Pilz wächst, um[1]), so beginnt jetzt die frühere Oberseite Hymenium zu bilden, während das auf der jetzt dem Lichte zugekehrten früheren Unterseite befindliche allmählich zu Grunde geht. Ohne Zweifel ist die Stellung des Hymeniums auf der Unterseite (die bei den Fruchtkörpern anderer Hymenomyceten jedenfalls aus „inneren" Gründen erfolgt) für die Sporenaussaat von Bedeutung (schon weil hier der Regen nicht einwirken kann), und ebenso stehen die heliotropischen Bewegungen, welche die Fruchtkörper vieler Pilze ausführen, damit in Zusammenhang. Diese heliotropischen Bewegungen beeinflussen in einigen Fällen auch die Gestalt der Fruchtkörper.

Dem Hals von Sordaria fimiseda[2]) kann man durch Änderung der Richtung des Lichteinfalls eine beliebige Stellung geben — selbst spiralige Windung —, weil er sich stets der Lichtquelle zuwendet; ebenso wenden sich Ascobolus und Pezizafruchtkörper dem Lichte zu, so dafs ihre Scheibe rechtwinklig zum Lichteinfall steht.

Die Färbung und Konsistenz der Fruchtkörper mancher Sphaeriaceen[3]) ist vom Lichte abhängig, und ebenso die Länge, welche die halsartige Mündung der Fruchtkörper erreicht. Bei Sphaeria velata P. z. B. erreichen die Hälse normal 1 mm Länge; sind sie vom Lichte abgeschlossen, so können sie 5 mm lang werden. Indes ist hier natürlich nicht der Ort, um auf die heliotropischen Erscheinungen von Pilzen einzugehen. Von Interesse ist für uns aber, dafs bei manchen Pilzen die Bildung der Fruchtträger[4]) vom Lichte abhängig ist, während das Mycel vom Licht nicht beeinflufst wird. So unterbleibt bei Pilobolus microsporus die Ausbildung der Sporangien im Dunkeln, während die Träger derselben zwar angelegt werden, aber einer völligen Vergeilung anheimfallen. Die Einwirkung des Lichtes für wenige Stunden genügt, um die Veränderungen herbeizuführen, welche zur Entwicklung der Sporangien (auch im Finstern) führen. Auch Sphaerobolus stellatus bleibt im Dunkeln vollständig steril. Manche Hymenomyceten legen im Dunkeln ihre Fruchtkörper zwar an, bilden sie aber abnorm aus. Von Stereum sanguinolentum fand Schröter in Bergwerksgruben nur selten die Fruchtträger in Gestalt ausgebreiteter Lager oder halbierter Hüte (wie dies die Normalform ist), meist war der ganze Fruchtträger in eine gröfsere Anzahl korallenartiger, in verbreiterte Zacken und Kämme auslaufender Äste aufgelöst, die von den Balken herabhingen. Auch bei manchen Lentinusarten bilden sich unter solchen Umständen statt der „gestielten" Hüte weifse, runde Stränge, die entweder einfach bleiben oder korallenförmig verzweigt sind. Treten solche

[1]) St. Schulzer v. Müggenburg, Flora 1878 p. 122. Die Schwerkraftswirkung ist in diesem Versuche allerdings nicht berücksichtigt, wahrscheinlich handelt es sich aber doch um eine Lichtwirkung.

[2]) Woronin in de Bary und Woronin, Beitr. zur Morphologie und Physiologie der Pilze III p. 10.

[3]) St. Schulzer v. Müggenburg, Des allbelebenden Lichtes Einfluſs auf die Pilzwelt. Flora 1878 p. 118. Ältere Beobachtungen, z. B. die von Fries, sind citiert bei Elfving, Studien über die Einwirkung des Lichtes auf Pilze. Helsingfors 1890.

[4]) Vgl. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie III p. 87—97, 114, 115; VIII p. 275 ff. Schröter, Über das Wachstum der Pilze im Dunkeln. Jahresber. der Schles. Gesellsch. 1884 p. 290 ff.

Äste an das Licht, so bilden sich häufig an ihrer Spitze verkümmerte oder mehr weniger normale Hüte aus. Hier ist also gar nicht zur ersten Anlegung des Fruchtkörpers, wohl aber zur Hutbildung die Einwirkung des Lichtes erforderlich. Ebenso kommen bei einigen Coprinusarten im Dunkeln vereinzelte Fruchtkörperanlagen zustande, sie entfalten sich aber nicht normal, der Hut verkümmert unter abnormer Verlängerung des Stieles (Coprinus stercorarius, C. plicatilis, C. ephemerus). Am Lichte werden dagegen Fruchtkörper sehr reichlich, bis zur vollständigen Erschöpfung des Mycels, angelegt; andere Coprinusarten (C. niveus nyctemerus) bleiben im Finstern ganz steril. Die Anlage der Fruchtkörper ist direkt vom Lichte, und zwar von der Einwirkung der stark brechbaren Strahlen abhängig. Ist die Anlegung unter der Einwirkung des Lichtes einmal erfolgt und hinreichend gefördert, so erfolgt die Reifung und Entfaltung auch im Finstern, wie bei den Blüten, während die noch kleinen Fruchtkörperanlagen unter alleiniger Streckung des Stieles vergeilen. Das Licht mufs hier also bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium einwirken; ist dies der Fall, so kann der Reifevorgang auch im Finstern stattfinden. Merkwürdig ist, dafs bei Coprinus stercorarius bei höherer Temperatur im Finstern nicht wie sonst die Hutbildung unterbleibt (oder nur unvollkommen eintritt), sondern sich vollkommene „Hüte" bilden, allerdings viel langsamer als am Lichte.

C. Einflufs der Umgebung.

Unter dieser Benennung fassen wir hier alle diejenigen Bedingungen zusammen, welche durch den Aggregatzustand oder die chemische Zusammensetzung der Umgebung, des „Mediums", in welchem die Pflanze wächst, gegeben sind. Wir lassen dabei aufser acht einmal rein quantitative Verschiedenheiten, und andererseits die Abweichungen, welche als „Mifsbildungen" bezeichnet werden können. Die letzteren sind in einem besonderen Kapitel besprochen worden (S. IV. Abschnitt p. 152). Es bleiben also aufser Betracht unter anderem auch die Erscheinungen der Verzwergung (Nanismus), zumal die bei Zwergwuchs (der meist durch ungenügende Wasserzufuhr verursacht wird) auftretenden Abweichungen der normalen Gestaltung gegenüber noch genauerer Prüfung bedürfen. Denn wenn z. B. Frank[1]) anführt: „Auch die Blattform kann sich wesentlich ändern, so kommen zwergige Capsella bursa pastoris und Teesdalia nudicaulis statt mit gefiederten, mit einfachen, ganzrandigen Blättern vor." so geht aus einer derartigen Angabe das Verhalten der Zwerge nicht hervor. Denn erstens sind die Primärblätter bei Capsella z. B. stets ungeteilt, und die Zwerge könnten also auf der Primärblattstufe stehen geblieben sein, zweitens ist die Ausbildungsform der Blätter bei Capsella eine schwankende, man müfste, um genaue Resultate zu erhalten, die Blattbildung von Zwergen und normalen Pflanzen vergleichen, welche Schwesterpflanzen sind. Auch die durch mechanische Einwirkungen (Druckverhältnisse etc.) bewirkten Gestaltveränderungen gehören nicht hierher.

---

[1]) A. B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. 2. Aufl. p. 271.

1. Einwirkung von Wasser und Luftfeuchtigkeit.

a) Wasserpflanzen und amphibische Pflanzen[1]).

Bei Wasserpflanzen haben häufig die im Wasser untergetauchten Blätter eine andere Gestalt als die über den Wasserspiegel hervortretenden oder auf ihm schwimmenden. Und zwar sind namentlich zwei Ausbildungsformen besonders charakteristisch, die bandförmigen Wasserblätter, wie sie vielen Monokotylen, und die in zahlreiche feine Zipfel zerteilten, wie sie vielen Dikotylen zukommen. Ebenso bilden Pflanzen, die befähigt sind zweierlei Sprosse zu bilden, solche die dem Wasserleben und solche die dem Landleben angepafst sind, häufig an beiden Sprofsformen verschiedene Blattformen aus. Bei oberflächlicher Betrachtung ist man geneigt, die eigentümliche Form der Wasserblätter einer direkten Wirkung des Mediums zuzuschreiben. Allein eine solche läfst sich nur in verhältnismäfsig wenigen Fällen nachweisen, was natürlich nicht ausschliefst, dafs bei den anderen eine erblich gewordene Anpassung vorliegt. Aufserdem ist zu beachten, dafs bei einer submers wachsenden Pflanze auch die Beleuchtungs-, Temperatur- und Ernährungsverhältnisse vielfach andere sind als bei einer Landpflanze, und in dem Abschnitt über Lichteinwirkung haben wir in der That gesehen, dafs durch schwache Beleuchtung Sagittaria auf dem Zustand der „Bandblatt"bildung zurückgehalten werden kann, die bandförmigen Blätter aber sind diejenigen, die unter den gewöhnlichen Verhältnissen als Wasserblätter auftreten. Ferner sahen wir (p. 149), dafs Sagittaria natans durch Einwirkung verschiedener Faktoren ganz unabhängig vom „Medium" zur Rückkehr zur Bildung der bandförmigen Jugendblätter veranlafst werden kann.

Fig. 128. Ranunculus multifidus. *L* Bandblatt; *W* Wasserblatt.

Eine direkte Beeinflussung durch das Medium sehen wir z. B. bei den Jussiaeaarten. (Vgl. die Abb. in S. II.) Die eigentümlichen, schwammigen Atemwurzeln von J. grandiflora treten nicht auf, wenn die Pflanze auf trockenem Boden wächst, ebenso verhalten sich die „Wurzelkniee" von Taxodium distichum.

Gestalt und anatomischer Bau der Blätter mancher amphibischer Pflanzen sind ganz verschieden, je nachdem sie im Wasser oder auf dem Lande wachsen. So sind die Wasserblätter von R. fluitans radiär gebaut, die der Landform von ganz abweichender Gestalt mit dorsiventralen Zipfeln (vgl. S. II Fig. 97 und 98). Die letztere Blattform ist als die ursprünglichere zu betrachten, sie stimmt mit derjenigen der land-

[1]) Die Organbildung derselben ist ausführlich besprochen im zweiten Teile meines Buches „Pflanzenbiol. Schilderungen". Ich gebe deshalb hier nur eine kurze Übersicht.

bewohnenden Ranunculusarten im wesentlichen überein. Auch ist bei anderen amphibischen Ranunculusarten leicht festzustellen, dafs die Blätter der Wasserform feinere und längere Zipfel haben, als die der Landform, wenn auch die Verschiedenheiten nicht so grofs sind, wie bei R. fluitans, der zu den Formen gehört, die dem Wasserleben am meisten angepafst sind. Eine dritte Beeinflussung der Blattform findet auch bei einer Art statt, die eigentlich mit den Landranunkeln nahe steht, dem Ranunculus multifidus. Seine untergetaucht wachsenden Blätter sind nämlich viel feiner zerteilt, als die gewöhnlichen Landblätter (vgl. Fig. 128) und zeigen so eine Annäherung an das Verhalten der eigentlichen Wasserranunkeln[1]).

Auch bei manchen Moosen spielt die Feuchtigkeit eine Rolle bei der Organbildung. Frullania dilatata besitzt an ihren Blättern kapuzenförmige, durch Einstülpung eines Blattlappens entstandene Gebilde, die diesem auf Baumrinden lebenden Lebermoose als kapillare Wasserbehälter dienen. Ihre Ausbildung kann durch andauernd nasse Kultur verhindert werden: der Blattlappen bleibt dann flach (Abbildung: S. I, Fig. 76, S. 176). Bryum argentum verdankt seinen Silberglanz dem Absterben der oberen Blattteile, welche nun als tote Hüllen die Knospe gegen starke Austrocknung schützen: an feucht kultivierten Exemplaren bleiben die Blätter grün[2]), ebenso unterbleibt bei manchen Moosen, die an trocknen, sonnigen Standorten Haarspitzen an ihren Blättern haben (die oben einen die Stammknospe schützenden Schopf bilden), deren Bildung an feuchten Standorten, resp. im Wasser, und ähnliche Beispiele liefsen sich von Moosen noch mehr anführen.

b) Herbeiführung von Ruhezuständen durch Austrocknung.

Bei einigen Thallophyten veranlafst Austrocknung die Bildung von Ruhezuständen, die oft mit einer tiefgreifenden Änderung der gesamten Organbildung verbunden sind. So bei Botrydium granulatum[3]). Diese Siphonee besteht aus einem blasenförmigen, chlorophyllhaltigen, oberen Teil und einem verzweigten, wurzelähnlichen unterirdischen. Infolge von Austrocknung oder starker Besonnung wandert das Protoplasma in den Wurzelteil und zerfällt in eine Anzahl von Zellen, die unter günstigen Umständen sich weiter entwickeln können, während der entleerte oberirdische Teil zu Grunde geht.

Ganz ähnlich verhält sich Vaucheria geminata[4]), nur dafs hier das Zerfallen in einzelne Zellen innerhalb der grünen Vaucheriaschläuche selbst vor sich geht. Die Vaucheria trennt sich so in eine Anzahl derbwandiger Cysten, die gegen Austrocknung besser geschützt sind, als wenn der Faden, ohne zu zerfallen, in den Ruhezustand übergehen würde. Diese Gebilde entsprechen ganz den Sklerotien der Myxomyceten, deren Bildung gleichfalls mit einer bedeutenden Gestaltungsveränderung des Vegetationskörpers verknüpft ist. Es sind dies Ruhezustände der erwachsenen Plasmodien[5]), bei deren Entstehung die feineren Fortsätze

[1]) Betreffs der verwickelten Verhältnisse von R. aquatilis vgl. S. II p. 309 ff.

[2]) Flora 1896 p. 10.

[3]) Vgl. Rostafink und Woronin, Über Botrydium granulatum. Leipzig 1877, p. 8.

[4]) Stahl, Über die Ruhezustände der Vaucheria geminata. Bot. Zeitg. 1879 p. 129. Auch bei Oedocladium protonema, einer terrestrischen Alge, entstehen Dauerzustände, welche befähigt sind, längeres Austrocknen zu ertragen, wenn man eine Kultur langsam eintrocknen läfst; aber auch an normal vegetierenden Pflanzen treten sie an den unterirdischen Teilen auf. (Vgl. Stahl, Pringsh. Jahrb. XXIII p. 343.)

[5]) Vgl. de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. p. 460 ff.; Cienkowski, Das Plasmodium. Pringsh. Jahrb. III p. 422.

des Plasmodiums eingezogen werden, und ein Zerfallen des Plasmodiums in behäutete Zellen eintritt; sie sind gegen Austrocknen widerstandsfähig. Diese Dauerzustände treten ebenso wie diejenigen der Schwärmer (resp. Amöben) und der jugendlichen Plasmodien, welche zu derbwandigen Cysten werden können, auf, infolge langsamer Austrocknung, aber auch, wie es scheint, bei ungenügender Ernährung und durch andere ungünstig wirkende Einflüsse. Ganz dasselbe gilt für die Protonemen einiger Moose, die unter ungünstigen Umständen in einzelne Zellen sich zergliedern. Bei Funaria hygrometrica findet man dann zwischen chlorophyll- und plasmareichen Zellen farblose „Grenzzellen", deren Wände teilweise verschleimen und so die Trennung der lebendig gebliebenen Zellen ermöglichen[1]). Die biologische Bedeutung dieses Vorganges besteht hier hauptsächlich darin, dafs die isolierten Zellen leichter wieder unter günstige Verhältnisse gelangen können, was auch für andere derartige Fälle in Betracht kommen dürfte.

Bei höheren Pflanzen ist das Auftreten der Ruhezustände, die biologisch denen der Plasmodien entsprechen, in den meisten Fällen von äufseren Einflüssen unabhängig; in der gärtnerischen Praxis wird aber bei den zum „Treiben" bestimmten Pflanzen ein früherer Eintritt der Ruheperiode namentlich durch Verminderung der Wasserzufuhr herbeigeführt.

c) Knollenbildung bei Juncus und Poa bulbosa.

Experimentell und anatomisch näher zu prüfen ist die Knollenbildung bei Juncus supinus u. a. Nach Buchenau[2]) ist dieselbe vom Standort abhängig; sie tritt nicht ein bei Pflanzen, die an ständig nassen Standorten wachsen, oft dagegen an solchen, die an wärmeren, sandigen Stellen vorkommen. Es ist indes nicht bekannt, welche Rolle die Knollenbildung hier spielt, ob etwa die Knollen Wasser speichern oder einfach bei einer Hemmung des Längenwachstums zu stande kommen. Ähnlich wie diese Juncusarten scheint sich Poa bulbosa zu verhalten.

d) Dornen- und Stachelbildung.

Über den Einfluſs der Luftfeuchtigkeit und der Beleuchtung auf die Organbildung bei Pflanzen, die mit Dornen und Stacheln versehen sind, hat Lothelier[3]) neuerdings eine Anzahl von Angaben veröffentlicht, welche, vorausgesetzt, dafs sie richtig sind, erhebliches Interesse beanspruchen. Indes bedürfen sie der Nachprüfung, mir wenigstens ist es nicht gelungen, die von Lothelier angegebenen auffallenden Wirkungen zu erzielen. Diese bestanden darin, dafs die Dornen, seien es Zweigdornen (Ulex) oder Blattdornen, in mit Wasserdampf gesättigter Luft eine „Tendenz" haben, die Gestalt normaler Zweige oder Blätter anzunehmen, d. h. also, dafs die Verdornung unterbleibt, während bei Robinia die Dornen unter diesen Umständen verschwinden sollen. In anatomischer Beziehung sind die in feuchter Luft kultivierten Pflanzen weniger differenziert, namentlich — wie schon aus anderen Untersuchungen bekannt — betreffs der sklerenchymatischen Gewebe. Indes

[1]) Goebel, Die Muscineen p. 389 und „Über Jugendzustände von Pflanzen" etc. Sitzungsber. der k. bayer. Akad. 1896 p. 456.

[2]) Buchenau, Über Knollen- und Zwiebelbildung bei den Juncaceen. Flora 1891 p. 75.

[3]) Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. Lille 1893 und Revue de botanique Vol. V.

kommen diese anatomischen Verhältnisse hier nicht in Betracht. Zunächst sei erwähnt, dafs es eine bekannte Thatsache ist, dafs mit Dornen und Stacheln versehene Pflanzen an trockenen Standorten besonders zahlreich vorkommen, es braucht nur an die Wüsten- und Steppenpflanzen erinnert zu werden, von denen sehr viele sich durch Dornen und Stacheln auszeichnen. Dies kann eine direkte Anpassung an die Einwirkungen des trockenen Klimas sein oder zu stande gekommen dadurch, dafs nur die gegen Tierfrafs geschützten Formen übrig geblieben sind. Andererseits kommen im arktischen Norden, der sich durch Armut an pflanzenfressenden Tieren auszeichnet, zwar sonstige „xerophile" Anpassungen (wie Rollblätter etc.) vor, aber meines Wissens keine stacheligen und dornigen. Man kann für dies Fehlen natürlich verschiedene Gründe anführen: die geringe Zahl arktischer Pflanzen macht das Vorhandensein von Formen, die unter dem Einflufs der Umgebung zur Verdornung veranlafst werden, weniger wahrscheinlich, die Kürze der Vegetationsperiode wird ferner solche Pflanzen als die besser angepafsten erscheinen lassen, welche nicht ihre Assimilate zur Bildung von unter den gegebenen Verhältnissen nutzlosen Organen verwenden u. s. w. Auch unter den Bewohnern der trockenen Hoch-Andenregion scheinen, von einzelnen Kakteen abgesehen, sich nicht viele stachelige und dornige zu befinden (es gehören dazu z. B. Nassoviaarten). Immerhin wird man annehmen dürfen, dafs ein trockenes Klima bei starker Besonnung die Dornbildung begünstigt. Freilich kann das nicht der einzige Faktor sein. Denn die langen Stacheln, die auf der Unterseite der Schwimmblätter von Victoria regia (in geringerer Ausbildung auch bei Euryale ferox) sich finden, können unmöglich unter der Einwirkung der Trockenheit entstanden sein. Vor allem fehlt es noch — von Lotheliers Angaben abgesehen — an experimenteller Grundlage. Ich war nicht im stande, die Dornbildung bei Ulexpflanzen zu verhindern, die ich lange unter Glasglocken in ständig feucht gehaltener Luft zog. Lothelier bildet die Spitze einer Pflanze ab, die statt der Dornen Laubtriebe hervorgebracht hat, aber wenn er die Pflanze länger kultiviert hätte[1]), würden die scheinbaren Laubtriebe sich wohl auch zu Dornen gestaltet haben. Die zu Dornen werdenden Sprosse werden in feuchter Luft länger und entwickeln ihre Blätter mehr, aber eine Verhinderung der Dornbildung war in meinen Versuchen nicht zu erzielen. Lotheliers Angaben machen mir den Eindruck, als ob er einzelne, seiner Auffassung besonders günstige Fälle herausgegriffen hätte, ohne die Gesamtheit der Kulturversuche einer vorsichtigen Prüfung zu unterziehen. Mit anderen Worten: meiner Meinung nach ist bis jetzt nur bewiesen, dafs in feuchter Luft die Bildung von Stacheln und Dornen *gehemmt*, nicht aber, dafs sie *unterdrückt* werden kann. Dafs die Dornen- und Stachelbildung abhängig ist von ganz bestimmten Faktoren, zeigt auch die Thatsache, dafs bei Ilex Aquifolium nur die junge Pflanze Stacheln an den Blättern hat, die ältere nicht. Man könnte dies damit in Zusammenhang bringen, dafs bei den älteren Pflanzen infolge der kräftigeren Entwicklung des

[1]) Ebenso bei Crataegus Pyracantha. Bei in feuchter Luft gewachsenen Exemplaren soll nur der unterste Zweig in einen Dorn endigen, „tous les autres, ayant subi plus longtemps l'action du milieu, se terminent par un bouquet de feuilles, au moment où la plante a été coupée". Hiergegen habe ich zweierlei zu bemerken: 1. Zahlreiche Seitensprosse höherer Ordnung entwickelten sich, wie die Zeichnung zeigt, auch im finstern Raume zu Dornen; 2. die Seitensprosse erster Ordnung waren eben „au moment, où la plante a été coupée", noch nicht ausgewachsen.

Wurzelsystems die Ernährung, namentlich die Wasserzufuhr eine bessere ist, wie denn ja auch für manche Pflanzen angegeben wird, dafs sie auf gutem Boden ihre Dornen verlieren.

e) **Blattsukkulenz.**

Andere Gestaltungsverhältnisse sind bis jetzt noch nicht mit Sicherheit als direkt von der Wasserzufuhr resp. den Transpirationsverhältnissen abhängig erkannt worden. Es ist möglich, dafs dahin die Sukkulenz der Blätter mancher an wasserarmen Standorten wachsenden Pflanzen zu rechnen ist. Diese sukkulenten, als Wasserspeicher dienenden Blätter weichen häufig in ihrer Gestalt bedeutend von der gewöhnlichen Blattform ab, und es ist möglich, aber nicht bewiesen, dafs diese Abweichung bei manchen Pflanzen direkt durch die Umgebung bedingt wird.

So giebt Johow[1]) von einer westindischen Strandpflanze, der Amarantacee Philoxerus vermiculatus, an, dafs die Blätter an besonnten Standorten eine cylindrische, drehrunde Gestalt besitzen, während sie im Schatten, wo die Pflanze ausnahmsweise zuweilen zur Entwicklung kommt, scheibenförmig und relativ dünn sind. Wie ich früher schon hervorgehoben habe (Schilderungen I, S. 31), sind die für die Änderung der Blattform in Betracht kommenden Ursachen hier ganz unklar, da sowohl das Substrat (vermöge seines gröfseren oder geringeren Salzgehaltes), als die in der Sonne und im Schatten verschiedenen Transpirationsbedingungen, als die direkte Lichtwirkung in Betracht kommen können.

Battandier[2]) macht darauf aufmerksam, dafs diejenigen algerischen Sedumarten, die an feuchten Standorten wachsen (S. stellatum und Sedum tuberosum), flache Blätter haben, während die an trockenen Standorten vorkommenden Arten, S. rubens und S. Magnolii, in der feuchten Jahreszeit flache, in der trockenen cylindrische haben, bei S. Clusianum haben die Blätter in der Kultur eine „Tendenz", flach zu werden. Diese Bemerkungen zeigen uns indes zunächst nur, dafs die Gestaltung der Blätter zur Umgebung in Beziehung steht, nicht aber, ob diese direkt einwirkt. Auch unsere meisten Holzgewächse bilden zu Ende der Vegetationsperiode andere Blätter (Knospenschuppen) als am Anfang; aber die Verschiedenheit ist hier nicht durch äufsere Faktoren direkt bedingt. Wie die genannten Sedumarten sich verhalten, müssen also erst noch exakte Kulturversuche zeigen.

2. Salz-Pflanzen.

Die grofse Mehrzahl der höheren Pflanzen ist nicht im stande, auf einem Boden zu wachsen, der mehr als 0,02 % Chlornatrium enthält. Die Vegetation des Ufers der See oder von Salzsümpfen ist deshalb verhältnismäfsig artenarm. Von den Pflanzen, die an solchen Standorten noch zu wachsen vermögen, sind die meisten ausgezeichnet durch Gestalteigentümlichkeiten, wie sie sonst Bewohnern trockener Standorte zukommen: Sukkulenz der Blätter oder Sprofsachsen, Reduktion der Blätter (Salicornia-Arten) und sonstige Eigentümlichkeiten, welche die Wasserdampfabgabe erschweren (vgl. die eigentümlichen Blattbildungsverhältnisse von Acantholippia und Niederleinia in Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen II, S. 13). Diese Einrichtungen stehen offenbar

[1]) Pringsh. Jahrb. XV p. 305.

[2]) Battandier, Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces d'une région. Bull. de la soc. bot. de France 1887 p. 189.

vor allem damit in Beziehung, dafs die Wasseraufnahme aus dem Boden durch den Salzgehalt erschwert ist und Wasser aus den salzreichen Zellen schwerer verdunstet als bei anderen Pflanzen[1]). Sehen wir doch, dafs manche Pflanzen, die mit Salzwasser begossen werden, ihre Blätter in Profilstellung bringen, ähnlich, wie sie dies bei starker Besonnung zum Schutze gegen Transpiration thun. Hier handelt es sich indes nur um die Frage, inwieweit die Gestaltungsverhältnisse der Salzpflanzen direkt durch die Lebensverhältnisse bedingt sind. Wie bei anderen Gruppen finden wir auch hier solche Pflanzen, deren Gestaltung bestimmt ist, sich also auch unter abweichenden Verhältnissen — wenigstens nicht in der ersten Generation — nicht ändert, und solche, bei denen dies eintritt. So bilden manche Pflanzen, wie Lotus corniculatus, Plantago major, Atriplex rosea, Blitum polymorphum, Scrophularia frutescens, am Strande Formen mit fleischigeren Blättern als im Binnenlande, während die Blätter von Salsola Kali, Halogeton sativus u. a. auf salzfreiem Boden dünner werden als an gewöhnlichen, salzhaltigen Standorten.

Lesage hat eine Reihe von Kulturversuchen ausgeführt[2]), die zeigen, dafs bei einigen Pflanzen, z. B. Lepidium sativum, die Blattsukkulenz vom Salzgehalt abhängt, namentlich sind die Pallisadenzellen stärker entwickelt, die Intercellularräume schwächer, auch die Chlorophyllkörper weniger zahlreich; die ganze Pflanze bleibt niedrig.

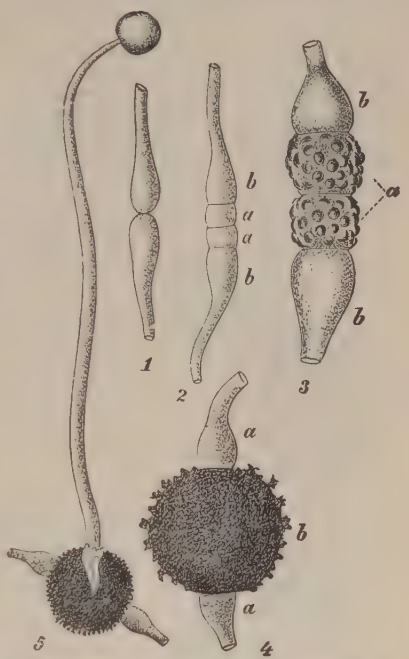


Fig. 129. Entstehung und Keimung der Zygosporen von Mucor Mucedo. Bei 5 entsteht aus der Zygospore direkt wieder ein Sporangienträger.

3. Pilze.

Besonders charakteristisch tritt die Beeinflussung durch die Ernährung auf bei manchen Pilzen. Einzelne hierher gehörige Thatsachen sind in dem Kapitel über Mifsbildungen erwähnt; hier handelt es sich zunächst nur um die Beeinflussung des „normalen" Entwicklungsganges, von welchem die abnormen Gestaltungsverhältnisse natürlich nicht scharf sich abtrennen lassen. Läfst man die reichlich mit Reservestoffen versehenen Zygosporen von Mucor an der Luft keimen, so bilden sie kein Mycel, sondern einen Keimschlauch, der mit einem Sporangium

[1]) Stahl (Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitg. 1894 p. 117 ff.) fand, dafs bei nicht „halophilen" Pflanzen die Spaltöffnungen durch Aufnahme von Kochsalz verschlossen werden. Wenn er aber meint, dafs dadurch unsere gewöhnlichen Pflanzen von der Meeresküste ausgeschlossen werden, so möchte ich dem entgegenhalten, dafs offenbar auch eine direkt schädigende Einwirkung des Salzes in Betracht kommt. Denn auch die meisten submers lebenden phanerogamen Pflanzen gedeihen nicht in einem auch nur schwach salzigen Wasser. Wenn bei den Halophyten die Spaltöffnungen geöffnet bleiben, so zeigt das meiner Ansicht nach nur, dafs sie hier gegenüber den andern Regulatoren für Transpiration nicht in Betracht kommen.

[2]) Lesage, Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Revue de botanique t. II 1890.

endigt; in Flüssigkeit dagegen entsteht ein Mycel, an welchem dann später zahlreiche Sporangien auftreten; die Bildung derselben kann aber nur in der Luft, nicht in einer Flüssigkeit stattfinden (Brefeld). Ebenso verhalten sich die „Gemmen", inhaltsreiche Zellen, die unter bestimmten Umständen im Mycel von Mucor racemosus[1]) gebildet werden; die Sporangienbildung erfolgt auch hier nur an der Luft, innerhalb von Flüssigkeiten wachsen sie zu Mycelien aus. Wächst Mucor racemosus in zuckerreichen Nährlösungen (in dickeren Schichten), so bilden sie sich durch Auftreten von Querwänden im Mycel als aneinandergereihte, plasmareiche Zellen. In dünnen Schichten einer verdünnten Nährlösung, also bei schlechter Ernährung, zieht sich innerhalb der Teilabschnitte des Mycels der Inhalt auf einen engeren Raum zusammen, in dem er durch eine Scheidewand abgegrenzt wird, so dafs plasmareiche und plasmaleere Zellen miteinander abwechseln, ein Vorgang, der erinnert an den der Gemmenbildung bei manchen Moosprotonemen (vgl. p. 226).

Andererseits kann das Mycel von Mucor racemosus (nicht aber z. B. das von M. Mucedo) in die Sprofsform übergehen. Dies erfolgt, wenn die Sporen in Nährlösungen von geringem Nährwert, namentlich in gärungsfähige Zuckerlösungen untergetaucht und bei gehemmtem Luftzutritt ausgesät werden. Es tritt dann eine reiche Querwandbildung ein, und die einzelnen so entstandenen Zellen vermehren sich durch Sprossung. Analoge Vorgänge, die hier nicht näher angeführt sein sollen, finden sich bei einigen anderen Pilzen[2]).

Fig. 130. Ampelopsis. Die Ranken bilden an ihren Enden Haftscheiben.

D. Mechanische Reize[3]).

Mohl hat zuerst gezeigt, dafs die Haftscheiben an den Ranken gewisser Ampelopsisarten infolge der Berührung mit einem festen Körper auftreten; es handelt sich dabei nicht um eine einmalige Berührung, sondern um einen Reibungs- oder Kontaktreiz. Die einzelnen Ampelopsisarten verhalten sich verschieden. Manche, z. B. A. hederacea, besitzen nur gewöhnliche Ranken, die sich um eine Stütze wickeln und in diesem Falle zu holzigen, festen Gebilden heranwachsen, während sie, wenn sie keine Stütze erfafst haben, frühzeitig absterben. Bei A. quinquefolia u. a. dagegen heften sich die Ranken mittelst Haftscheiben an die Oberfläche einer Mauer, an Baumrinden u. s. w. an, können aber auch als gewöhnliche Ranken funktionieren (vgl. die Abbildung bei Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 2. Aufl. p. 701). Bei Ranken, die mit keinem festen Körper in Berührung kommen, tritt keine Haftscheibenbildung ein.

---

[1]) Brefeld VIII p. 212. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen p. 496 ff. In letzterem Werke sind die Bedingungen für das Auftreten der Mycel- und Fruchtträgerformen eingehend erörtert; es mufs hier darauf verwiesen werden.

[2]) Vgl. die Zusammenstellung bei Zopf, Die Pilze (Schenks Handb. d. Bot. IV) p. 271.

[3]) Eine eingehendere Behandlung dieses Gebietes gehört mehr in das Gebiet der Physiologie als in das der Morphologie. Indes kann der Gegenstand auch hier nicht ganz übergangen werden.

Die Anlage derselben ist insofern vorbereitet, als abweichend von dem Verhalten der Ranken anderer Ampelopsisarten die Epidermiszellen der konvexen Seite der Rankenspitze in radialer Richtung gestreckt sind. Indem sie nach Eintreten eines Kontaktreizes sich stark strecken (und dabei auch durch Periklinen sich teilen) und auch die unter der Epidermis liegenden Zellen in radialer Richtung wachsen, tritt die Haftscheibenbildung ein. Das Anhaften erfolgt dadurch, dafs die Haftscheibe sich allen Unebenheiten des Substrates anschmiegt und eine Klebsubstanz absondert [1]). Von Interesse ist nun namentlich, dafs bei A. Veitchi die Bildung der Haftscheiben schon von vornherein, also ehe ein Kontaktreiz einwirken kann, weiter fortgeschritten ist. Die Haftscheibenanlagen treten als kleine Anschwellungen an den Rankenspitzen hervor, ihre weitere Ausbildung zur Haftscheibe ist aber auch hier von einem Kontaktreiz abhängig.

An den Ranken einiger Bignoniaceen (Bign. littoralis, capreolata, Hanburya mexicana und nach Naudin [2]) auch an denen der Cucurbitacee Peponopsis adhaerens bilden sich gleichfalls infolge von Kontaktreizen Haftscheiben aus.

Von besonderem Interesse ist, dafs, wie Fritz Müller [3]) beobachtete, bei der Bignoniacee Haplolophium die dreispaltigen Ranken in glatte, glänzende Haftscheiben schon vor Berührung mit einer Stütze endigen, die indes, wenn sie sich angeheftet haben, zuweilen stark verbreitert werden. Auch die Haustorien von Cuscuta entstehen, wie Mohl zuerst nachwies, infolge eines Kontaktreizes [4]), der auf allen Seiten der Sprofsachse Haustorienbildung veranlassen kann. Ganz Analoges gilt für niedere Pflanzen. Riccia fluitans bildet eine Landform und eine Wasserform. Erstere hat zahlreiche Haarwurzeln, letztere gewönlich keine. Läfst man aber die Wasserform auf einem feinen Sieb schwimmen, so bildet auch sie Haarwurzeln, deren Bildung also für gewöhnlich durch den Mangel einer Kontaktwirkung im Wasser unterbleibt [5]).

Ähnliches gilt für Pilze. Die Mycelfäden [6]) von Peziza tuberosa und Pez. sclerotiorum [7]) bilden als Haftorgane dienende Hyphenbüschel infolge von Kontakt, ebenso Mucor stolonifer [8]) an den Rhizoiden an seinen Ausläufern, und bei verschiedenen parasitischen Pilzen fand Büsgen (vgl. daselbst auch weitere Litteratur), dafs sie Haftorgane nur bilden bei Berührung mit festen Körpern [9]), die Haustorienbildung dagegen erfolgt offenbar infolge eines chemischen Reizes. (Vgl. auch Miyoshi, Bot. Zeitg. 1894 Heft 1, Pringsh. Jahrb. Bd. XXVIII Heft 2).

Bei den Algen ist die Bildung der Haftorgane bei einigen Chlorophyceen eingehend untersucht worden von Borge [10]).

Die Arten der Gattung Spirogyra verhalten sich verschieden. Die einen haben die Fähigkeit, unter besonderen äufseren Umständen Rhizoiden zu bilden, die anderen nicht. Zu ersteren gehört Spirogyra fluviatilis, die, an Steinen festsitzend, in strömendem Wasser wachsen kann. Die als Haftorgane dienen-

---

[1]) Vgl. auch A. v. Lengerken, Die Bildung der Haftballen an den Ranken einiger Arten der Gattung Ampelopsis. Botan. Zeitg. 1885.

[2]) Ann. d. sc. nat. 1859 sér. IV t. 12 p. 89.

[3]) Notes on some of the climbing plants near Desterro. Linnean Societys Journal, botany Vol. IX.

[4]) Vgl. auch Peirce, A contribution to the physiology of the genus Cuscuta. Annals of botany Vol. VIII.

[5]) Betreffs Marchantia s. Pfeffer in Sachs' Arbeiten d. Würzb. Instituts I p. 92.

[6]) Brefeld, Untersuchungen a. d. Gesamtgeb d. Mykologie IV p. 112.

[7]) de Bary, Botan. Zeitg. 1886 p. 382 u. 412.

[8]) Wortmann, Botan. Zeitg. 1881 p. 385.

[9]) Büsgen, Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Bot. Zeitg. Jahrg. LI.

[10]) Borge, Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894.

den „Rhizoiden“ entstehen infolge von Kontakt; aber auch andere Umstände können die Rhizoidenbildung hervorrufen, so z. B. Kultur in Rohrzucker- oder Harnstofflösungen, wenn dieselben eine gewisse Konzentration erreicht hatten (für Rohrzucker untere Grenze 0,5—0,25 % für Harnstoff 0,4—0,2 %). Dabei ist merkwürdig, dafs die Fähigkeit zur Rhizoidbildung zwar allen Zellen des (nicht polar gebauten) Fadens zukommt, die rhizoidbildenden Zellen aber Endzellen sein oder wenigstens in der Nähe einer Endzelle liegen müssen. Wenn in der Mitte eines Fadens abgestorbene Zellen vorkommen, so sind die ihnen angrenzenden Zellen als Endzellen zu betrachten. Bei Vaucheria clavata ist die Fähigkeit, Rhizoiden zu bilden, auf die Keimlinge beschränkt und erfolgt bei diesen infolge von Kontakt. Werden diese Rhizoiden abgeschnitten, so heilen die Wunden, und es wachsen lange Fäden aus, die aber trotz Kontakt keine Rhizoiden bildeten, während bei anderen Fadenalgen, z. B. Cladophora sp., Draparnaldia glomerata, die Rhizoiden auch ohne Kontakt entstehen und statt der weggeschnittenen neue auftreten.

Zweifellos infolge von Kontakt treten die Haftscheiben von Placamium auf (Fig. 45), die sich ganz ähnlich verhalten wie die von Ampelopsis.

In den Blüten verschiedener Dikotylen und Monokotylen spielen sich Vorgänge ab, von denen es noch unentschieden ist, ob sie auf mechanische oder chemische Reize zurückzuführen sind, obwohl die letztere Annahme bei weitem die wahrscheinlichste ist. Zur Zeit der Bestäubung sind in den Fruchtknoten von Corylus, Alnus, Quercus und verwandten Pflanzen noch nicht einmal die Placenten, geschweige denn die Samenanlagen vorhanden. Bei den Orchideen sind bei den meisten Arten die letzteren zwar angelegt, aber noch rudimentär. Erst infolge des durch die Pollenschläuche ausgeübten Reizes entwickelt sich der weibliche Sexualapparat dieser Blüten weiter. Dafs dieser Reiz mit der befruchtenden Wirkung der Pollenschläuche nichts zu thun hat, ist von vornherein klar, aufserdem kann er auch ausgeübt werden von Pollen anderer Orchideenarten, die zur Bastardbildung nicht befähigt sind. Eine Beobachtung von Treub ist von besonderem Interesse (Treub, L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées. Annales de jardin botanique de Buitenzorg III p. 122). Bei Liparis latifolia fanden sich Exemplare, an denen die Fruchtknoten geschlossener Blütenknospen angeschwollen waren. Sie enthielten auch Samenlagen, wie sie sonst erst nach der Bestäubung sich entwickeln. Hier waren sie aber nicht bestäubt, sondern von kleinen Insektenlarven bewohnt, welche dieselbe Wirkung hervorgebracht hatten, die sonst den Pollenschläuchen zukommt. Die letzteren entziehen bei ihrem Wachstum dem Griffel und dem Fruchtknoten die zu ihrer Verlängerung notwendigen Stoffe und bewirken dadurch einen Zufluss von Baustoffen zum Fruchtknoten. Dieselbe Wirkung hatten hier die Larven. Einigermafsen ähnlich, nur weniger auffallend ist die bekannte Thatsache, dafs Äpfel, Birnen etc., die von Tierlarven bewohnt sind, früher reifen als andere. Die vielgestaltigen Vorgänge, die sich beim Reifen der Fruchtkörper niederer und höherer Pflanzen abspielen, gehören offenbar in dieselbe Kategorie.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

THIS BOOK IS DUE ON THE LAST DATE STAMPED BELOW

AN INITIAL FINE OF 25 CENTS
WILL BE ASSESSED FOR FAILURE TO RETURN THIS BOOK ON THE DATE DUE. THE PENALTY WILL INCREASE TO 50 CENTS ON THE FOURTH DAY AND TO $1.00 ON THE SEVENTH DAY OVERDUE.

Biology Library

OCT 5 1943
NOV 22 1948
Dec 22
OCT 25 1971
DEC 10 1971
NOV 4 1976

LD 21-100m-7,'40(6936s)

U.C. BERKELEY LIBRARIES
C026350108

778636

QK641
G49
v.1

BIOLOGY
LIBRARY
G

UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY